



annales
de
zoologie
écologie animale

Trimestriel

1979

Vol. 11, N° 3

inra

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

R. 11 (3) 203-316 (1979)

AZEA11.3

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

149, rue de Grenelle, 75007 PARIS, Tél. : 551-41-09.

Directeur général : J. POLY

Annales agronomiques.

- L. GACHON, Chef du Département d'Agronomie, 63100 Clermont-Ferrand.
- P. CHARTIER, Chef du Département de Bioclimatologie, C. N. R. A., 78000 Versailles.
- J. MAMY, Chef du Département de Science du Sol, C. N. R. A., 78000 Versailles.

Annales de l'Amélioration des Plantes.

- M. RIVES, Chef du Département de Génétique et d'Amélioration des Plantes, I. N. R. A., 11, rue Jean-Nicot, 75007 Paris.

Annales de Phytopathologie.

- A. COLÉNO, Chef du Département de Pathologie végétale, I. N. A., Paris Cedex 75231.

Annales de Zoologie - Écologie animale.

- B. HURPIN, Chef du Département de Recherches de Zoologie, 78280 Guyancourt.

Annales de Zootechnie.

- A. RÉRAT, Chef du Département de Nutrition, C. N. R. Z., 78350 Jouy-en-Josas.

Annales de Technologie agricole.

- P. DUPUY, Chef du Département de Technologie des Produits végétaux, 21034 Dijon Cedex.
- A. GUILBOT, Directeur de la Station de Biochimie I et Physico-Chimie des céréales et de leurs dérivés C. E. R. D. T. A., le Noyer Lambert, 91300 Massy.
- B. L. DUMONT, Directeur du Laboratoire de Recherches sur la Viande, C. N. R. Z., 78350 Jouy-en-Josas.
- A. BOURDET, Directeur du Laboratoire de Recherches sur la qualité des Blés, I. N. R. A., 16, rue Nicolas-Fortin, 75013 Paris.

Annales des Sciences forestières.

- P. BOUVAREL, Inspecteur général de la Recherche agronomique, Chef du Département de Recherches forestières, C. N. R. F., 54280 Seichamps.
- J. PARDÉ, Directeur de la Station de Sylviculture et de Production, C. N. R. F., 54280 Seichamps.

Annales de Génétique et de Sélection animale.

- P. MÉRAT, Directeur de la Station de Génétique factorielle, C. N. R. Z., 78350 Jouy-en-Josas.
- B. VISSAC, Chef du Département de Génétique animale, C. N. R. Z., 78350 Jouy-en-Josas.

Apidologie (Revue franco-allemande, co-édition I. N. R. A.-Deutscher-Imkerbund).

- J. LOUVEAUX, Directeur de la Station de Recherches sur l'Abeille et les Insectes sociaux, 91440 Bures-sur-Yvette.

Annales de Recherches vétérinaires.

- P. LARVOR, Directeur de la Station de Physiopathologie de la Nutrition, Theix, Saint-Genès-Champagnelle, 63110 Beaumont.

Annales de Biologie animale, Biochimie, Biophysique. Administration et secrétariat de la Rédaction à l'adresse suivante : Secrétariat des A. B. A. B. B., C. N. R. Z. 78350 Jouy-en-Josas.

- C. THIBAULT, Directeur de Recherches à l'I. N. R. A., C. N. R. Z., 78350 Jouy-en-Josas.

ADMINISTRATION ET SECRÉTARIAT DE LA RÉDACTION

Service des Publications de l'I. N. R. A., route de Saint-Cyr, 78000 VERSAILLES, Tél. : 950-75-22



annales de zoologie écologie animale

Trimestriel

1979

Vol. 11 . N° 3

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

Reproduction, même partielle, interdite sans autorisation des auteurs
et de l'Institut national de la Recherche agronomique
à l'exception des résumés

Biologie de la larve planidium de *Villa brunnea* Beck., Diptère Bombyliide parasite de la Processionnaire du Pin.

I. — Recherche et découverte de l'hôte

P. DU MERLE

Station de Zoologie forestière,
Centre de Recherches d'Avignon, I.N.R.A.,
avenue Vivaldi,
84000 Avignon

Résumé

Villa brunnea est un endoparasite des chrysalides souterraines de la Processionnaire du Pin. Ses œufs reposent sur la surface du sol ou à proximité. Il en éclôt des larves planidiums qui pénètrent sous terre à la recherche d'un hôte et dont le comportement se caractérise par une thigmotaxie très accusée. Ces planidiums ne s'alimentent pas. Leur longévité peut néanmoins excéder 1 mois et ils sont capables d'atteindre un hôte distant d'au moins 1 m de leurs lieux d'éclosion. Le planidium paraît inapte à déceler à distance, même très faible, la présence d'un hôte. Il recherche donc celui-ci au hasard, à ceci près que l'ameublissement du sol consécutif à l'enfouissement de chenilles oriente sans doute parfois ses déplacements. L'hôte peut être rencontré à différents stades de son évolution (chenille en cours de procession de nymphose ; chenille parvenue à son lieu de transformation mais n'ayant pas encore tissé son cocon ; chenille, prénymphe ou chrysalide dans leurs cocons), mais seule la chrysalide peut être infestée. Lorsque l'hôte est rencontré à l'état larvaire, le planidium s'agrippe aux téguments de la chenille et peut ainsi être transporté jusqu'au lieu de la nymphose de celle-ci (comportement phorétique). Quant au cocon, il joue un rôle important, mais facultatif, dans la découverte de l'hôte, en fonctionnant comme une sorte de piège « capturant » les planidiums qui parviennent à son contact.

1. — Introduction

Il est à peu près certain aujourd'hui que tous les représentants de la famille des Diptères *Bombyliidae*, qui comporte environ quatre mille espèces décrites (Hull, 1973), se développent à l'état larvaire en parasites externes ou internes de divers insectes (Du Merle, 1975). De nombreuses espèces jouent d'ailleurs un rôle économique important, parfois négatif en détruisant des insectes pollinisateurs ou en se développant en hyperparasites, le plus souvent positif en limitant la multiplication d'insectes nuisibles variés (noctuelles, acridiens, mouches tsé-tsé, etc.).

C'est ainsi que l'espèce *Villa brunnea* Becker est l'ennemi le plus efficace des chrysalides de la Processionnaire du Pin, *Thaumetopoea pityocampa* Schiff. (Lep., *Thaumetopoeidae*), à l'intérieur desquelles ses larves se développent en endoparasites solitaires. De même que chez la plupart des autres *Bombyliidae*, la biologie de cette espèce se caractérise par le fait que les œufs sont déposés à distance de l'hôte (Biliotti et al., 1965), si bien que c'est aux larves nouveau-nées, de type planidium, qu'incombent la recherche puis l'infestation de ce dernier et que le devenir de ces larves conditionne

en grande partie l'efficacité du parasite. Il importait donc d'étudier la biologie de ce stade, d'autant que l'on ne connaissait à peu près rien de celle des planidiums des Bombyliides en général et que celle des planidiums des espèces endoparasites était totalement inconnue.

Les résultats de ces études seront présentés dans une série d'articles, qui traiteront successivement des points suivants de la biologie du planidium de *Villa brunnea* : recherche de l'hôte ; infestation de celui-ci ; interactions entre l'hôte et le planidium au début de la vie endoparasitaire de ce dernier (adaptations à la vie endoparasitaire ; réactions de défense de l'hôte) ; compétition entre planidiums à l'intérieur de l'hôte.

Le présent article, premier de cette série, porte sur la recherche de l'hôte. Après avoir rappelé brièvement certaines caractéristiques de la Processionnaire du Pin et de son parasite, on exposera l'état actuel de nos connaissances sur la biologie du planidium au cours de sa recherche d'un hôte, puis l'on décrira les diverses modalités de la rencontre de ce dernier.

2. — Rappel de certaines caractéristiques de l'hôte et de son parasite

2.1. — La Processionnaire du Pin

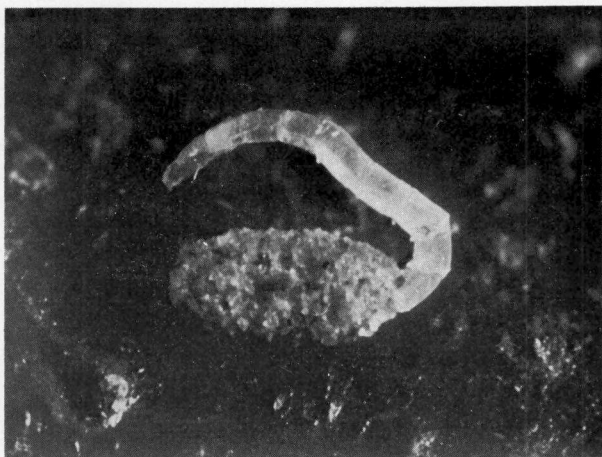
La biologie de cet important déprédateur des Pins et du Cèdre peut être résumée comme suit (voir notamment Androic, 1957 ; Biliotti *et al.*, 1964 ; Demolin, 1967, 1969a et b, 1971). Les chenilles éclosent à l'automne et vivent en sociétés. Elles parviennent à maturité au printemps et quittent alors les arbres pour gagner le sol. Après avoir parcouru la surface de celui-ci en « processions de nymphose », elles s'enterrent au niveau des clairières, puis se nymphosent dans le sol, après avoir tissé un cocon soyeux. En raison du comportement grégaire des chenilles, ces cocons sont rassemblés en amas, d'importance variable (quelques individus à plusieurs centaines). Ils sont généralement enfouis à faible profondeur (4-6 cm), mais peuvent l'être à plusieurs dizaines de centimètres lorsque le sol est particulièrement profond et que la température est élevée à l'époque des processions de nymphose. Les papillons volent en été (de juillet à septembre selon les régions). En général, une fraction de la population de chrysalides subit une diapause de longue durée (une à plusieurs années).

2.2. — *Villa brunnea*

Les grandes lignes de la biologie de ce Bombyliide ont été exposées par ailleurs (Biliotti *et al.*, 1965 ; Du Merle, 1964, 1966, 1969, 1970, 1971). La Processionnaire du Pin est sans doute son hôte exclusif, ou presque, dans la nature. Les adultes volent en été dans les clairières des pineraies infestées par le défoliateur. Le comportement de ponte des femelles présente deux particularités importantes :

— les œufs (fig. 1) sont tout d'abord enrobés d'une pellicule de terre fine, puis ils sont projetés un par un en vol sur le sol, en des emplacements abrités du soleil, par exemple à la base des pierres ou dans les fissures du sol ;

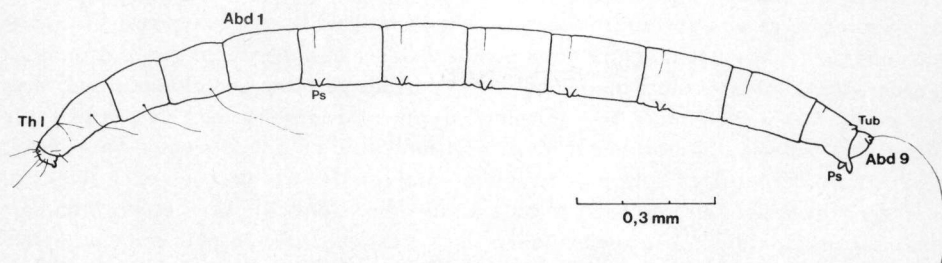
— la ponte, et par suite la répartition des œufs, sont totalement indépendantes de la présence d'hôtes.

FIG. 1. *Planidium* de *Villa brunnea* à l'éclosion.

Noter l'enrobage de l'œuf par de fines particules de sable.

Selon les conditions de température et de photopériode, l'œuf présente ou non une diapause estivo-hivernale, si bien que certains œufs éclosent dès l'été de la ponte, alors que les autres n'éclosent qu'au printemps suivant, vers l'époque des processions de nymphose de la Processionnaire.

Le planidium (fig. 2) a fait l'objet d'une description détaillée (Du Merle, 1972). C'est une larve vermiforme, d'environ 1,7 mm de long sur 0,13 mm de largeur maximale, pourvue de crochets mandibulaires bien développés, de longues soies thoraciques et caudales et de pseudopodes abdominaux rétractiles (une paire sur chacun des urites deux à six ; deux paires sur l'urite huit).

FIG. 2. — Le *planidium* de *Villa brunnea*.

Ps. : pseudopodes abdominaux ; Tub. : tubercules stigmatiques.

3. — Biologie et comportement du planidium au cours de sa recherche de l'hôte

Sachant que les œufs du Bombyliide reposent en surface du sol ou à proximité de celle-ci et que les stades larvaires du parasite sont ensuite retrouvés à l'intérieur des chrysalides souterraines de la Processionnaire, il était à peu près certain dès le départ

que l'hôte ne peut être rencontré par le planidium qu'après avoir atteint le sol et que ses seuls stades susceptibles d'être découverts puis infestés sont la chenille mûre et la chrysalide. Mais encore fallait-il préciser les modalités de cette rencontre, et tout d'abord définir les principales caractéristiques biologiques et comportementales du planidium.

3.1. — *Comportement locomoteur*

Au repos, le planidium est fixé au support par ses pseudopodes abdominaux dévaginés. Lorsqu'il se met en mouvement, il étire tout d'abord vers l'avant sa région antérieure dépourvue de pseudopodes, puis il s'agrippe au support à l'aide de ses crochets mandibulaires. Les segments abdominaux se contractent alors les uns après les autres, à commencer par les plus postérieurs, tandis que leurs pseudopodes se rétractent puis se redévalinent pour se fixer à nouveau au support. Lorsque cette onde de contraction atteint la région céphalo-thoracique et que la première paire de pseudopodes (celle de l'urite deux) s'est à son tour rétractée puis redévalinée, la larve a retrouvé sa longueur initiale. Ses crochets mandibulaires se détachent alors du support et le même processus recommence. Les crochets mandibulaires jouent donc un rôle essentiel dans la progression du planidium. Les soies thoraciques et caudales, en revanche, n'y participent pas et n'ont sans doute qu'une fonction sensorielle, à moins qu'elles ne contribuent également à assurer l'équilibre de l'animal.

3.2. — *Comportement thigmotaxique. Pénétration du planidium dans le sol*

Le comportement du planidium se caractérise par une thigmotaxie très accentuée. La rencontre d'une fissure ou d'un repli l'amène, en effet, presque inmanquablement à tenter de s'y insinuer, ce qu'il parvient à faire même lorsque la largeur de l'orifice est minime, puisque l'on verra dans le prochain article que le planidium s'introduit dans son hôte à travers un orifice dont le diamètre n'est que de 0,05 mm.

Cette thigmotaxie a pour conséquence le fait que, lorsqu'on dépose un planidium sur le sol, que ce soit au laboratoire ou dans la nature, il ne tarde pas à s'insinuer dans une petite crevasse ou entre deux grains de terre et à disparaître en profondeur. Peut-être l'animal est-il alors guidé également par une certaine géotaxie positive, mais rien ne permet actuellement de l'affirmer ; quant à la lumière, elle ne paraît avoir aucun effet sur son comportement. Il est vraisemblable qu'une fois entré dans le sol, le planidium, toujours en raison de sa thigmotaxie, se déplace presque exclusivement sous terre, avec peut-être de brefs séjours à l'air libre ; en tout cas, il est rare de voir remonter un planidium à la surface après qu'il s'est enterré. On peut donc admettre que la phase de recherches du parasite se déroule essentiellement à l'intérieur du sol.

3.3. — *Comportement alimentaire*

Au cours de nos élevages, qui ont porté sur des dizaines de milliers d'individus conservés dans les conditions les plus variées (par exemple, en présence de terre ou de fragments de végétaux divers), nous n'avons jamais observé une quelconque prise de nourriture solide ou liquide ni le moindre symptôme d'un début d'alimentation chez les planidiums avant qu'ils n'aient infesté leurs hôtes. De même, aucun des planidiums (une quarantaine) que nous avons examinés après les avoir découverts à l'inté-

rieur de cocons de Processionnaire prélevés dans la nature ne différait d'un planidium venant d'éclore, ni par ses dimensions, ni par le développement de son tissu adipeux, ni par le contenu de son tube digestif, alors que ces planidiums étaient éclos depuis plusieurs jours, voire plusieurs semaines, et qu'ils avaient certainement parcouru un certain trajet dans le sol avant de découvrir leurs hôtes. A ceci près qu'une absorption discrète et occasionnelle d'eau ne peut être tout à fait exclue, les planidiums ne survivent donc qu'aux dépens de leurs réserves embryonnaires. Ces réserves sont d'ailleurs abondantes, car on sait (Du Merle, 1972) que le volumineux intestin moyen du planidium venant d'éclore est bourré de globules vitellins.

3.4. — *Comportement du planidium parvenant au contact d'une chenille.*

Mise en évidence d'un comportement phorétique

Mis au contact d'une chenille ou d'une prénymphe de Processionnaire du Pin, le planidium ne manifeste jamais aucune velléité d'infester celles-ci. Seule la chrysalide déclenche son comportement d'infestation (voir le prochain article), et d'ailleurs l'examen de milliers de chrysalides parasitées dans la nature a prouvé sans la moindre ambiguïté ⁽¹⁾ que, dans tous les cas, le planidium s'était introduit à l'intérieur de son hôte après la nymphose de ce dernier. Ceci étant, la rencontre d'une chenille par un planidium déclenche chez celui-ci un comportement particulier, qui est le suivant.

Lorsqu'on dépose un planidium sur une chenille de Processionnaire, il se déplace tout d'abord à la surface de cette dernière, ne tarde pas à rencontrer l'un des nombreux replis, souvent profonds, que forment ses téguments et s'y glisse. Cette phase comportementale préliminaire n'a rien d'original, car elle rentre manifestement dans le cadre de la thigmotaxie accentuée de l'animal. Une fois pénétré dans le repli, le planidium peut y demeurer ou bien en ressortir, gagner un autre repli, s'y introduire, etc., mais finalement on observe toujours le comportement suivant : le planidium, plus ou moins profondément engagé dans le repli, se fixe par ses crochets mandibulaires aux téguments de la chenille et demeure alors parfaitement immobile, durant un laps de temps qui peut varier de quelques heures à au moins 10 jours. Puis, il se libère, se déplace sur la chenille, s'introduit dans un autre repli et se fixe à nouveau aux téguments. Lorsque la chenille est en mouvement, elle peut ainsi transporter le parasite sur de longues distances. On se trouve donc en présence, chez ce dernier, d'un véritable comportement phorétique. Ce comportement semble toutefois ne plus se manifester lorsque les chenilles se sont transformées en des prénymphe contractées et inertes, mais il est vrai que les plis tégumentaires de la prénymphe sont si resserrés qu'ils en deviennent à peu près inaccessibles au parasite.

Le comportement phorétique du planidium est déclenché également par les larves d'autres insectes :

— Chenilles de la Pyrale de la farine, *Anagasta kuehniella* Zell. : Les observations ont porté sur des chenilles parvenues à maturité, puis ligaturées au niveau du prothorax, ce qui permet de les conserver longtemps en vie sans qu'elles se nymphosent et de disposer d'un matériel beaucoup moins « agité » que les chenilles non opérées. Ces

⁽¹⁾ Cette preuve est fournie par l'aspect et la localisation des orifices de pénétration des planidiums dans leurs hôtes et des réactions mélaniques et mélano-hémocytaires de ceux-ci (voir prochains articles).

chenilles ligaturées déclenchent aisément le comportement phorétique du planidium : sur vingt planidiums déposés peu après leur éclosion sur un nombre égal de chenilles, quinze au moins ont manifesté un tel comportement dans le jour qui a suivi. L'une des chenilles a survécu 40 jours, et le planidium correspondant a présenté durant toute cette période un comportement phorétique, entrecoupé seulement de quelques déplacements ; deux de ses phases phorétiques ont été particulièrement longues puisqu'elles ont duré respectivement 12 et 19 jours.

— Larves de *Villa brunnea* parvenues à maturité, puis extraites de leurs chrysalides hôtes : sur dix planidiums déposés sur de telles larves, deux seulement ont été observés en phorésie dans le jour qui a suivi. Ces larves déclenchent donc moins aisément le comportement phorétique du parasite, mais il est vrai que leurs replis tégumentaires sont beaucoup moins profonds que ceux des chenilles. L'un des planidiums n'en a pas moins manifesté un comportement phorétique typique, entrecoupé il est vrai de nombreuses phases de déplacements, tout au long des 23 jours durant lesquels il a survécu, dont une fois pendant 7 jours d'affilée.

Le comportement phorétique du planidium n'est donc pas déclenché par des stimulus spécifiques de l'hôte, car il est fort peu probable que le Bombyliide soit capable d'infester avec succès la Pyrale de la farine, espèce qu'il n'a d'ailleurs pas l'occasion de rencontrer dans la nature, et il est tout à fait exclu qu'il soit capable d'infester un individu de sa propre espèce. En fait, il faut y voir le résultat, tout d'abord de la thigmotaxie de l'animal, qui l'amène à s'introduire dans un repli tégumentaire de la chenille (ou de la larve) et donc à se mettre dans une situation où son extrémité céphalique se trouve étroitement enserrée dans ce repli ; puis, sans doute, de certaines qualités physiques banales (la souplesse, par exemple) des téguments qui l'enserrent, jointes peut-être au fait que ceux-ci sont animés de mouvements.

L'examen à fort grossissement du planidium durant ses phases phorétiques ne révèle rien de particulier. On peut notamment assurer que le planidium ne s'alimente pas, tout au moins de façon perceptible, aux dépens de la chenille ou de la larve support, car, même après de très longues phases phorétiques, il ne diffère en rien de ce qu'il était à l'éclosion ; en particulier, le contenu de son intestin ne prend jamais la couleur jaune d'or qui caractérise les planidiums qui viennent de commencer à s'alimenter dans une chrysalide.

3.5. — Comportement du planidium parvenant au contact d'un cocon

Lorsqu'on dépose un planidium sur un cocon de Processionnaire du Pin, il se faufile, généralement dans les minutes qui suivent, entre les fils de soie, dont l'imbrication satisfait sa thigmotaxie, puis il pénètre de plus en plus profondément dans le tissage, et finalement on le retrouve à l'intérieur du cocon, au bout d'un laps de temps variant de moins d'une douzaine d'heures à au moins 2 jours. Une fois parvenu dans le cocon, il semble bien qu'il n'en ressorte plus quel qu'en soit le contenu (chenille, chrysalide ou cadavre), sans doute parce que la paroi interne relativement lisse du cocon ne déclenche pas son comportement thigmotaxique.

Le cocon joue donc un rôle important dans la découverte de l'hôte, en fonctionnant comme une sorte de piège, « capturant » les planidiums qui parviennent à son contact. Ceci n'est d'ailleurs pas toujours avantageux pour le parasite, du fait que

celui-ci risque, on vient de le voir, de se faire « capturer » par un cocon renfermant un cadavre. Ce risque est bien réel dans la nature, car nous y avons observé à une dizaine de reprises des cocons de Processionnaire contenant une prénympe mycosée et momifiée portant un certain nombre de planidiums (jusqu'à six) qui, de toute évidence, étaient perdus pour l'espèce.

La présence d'un cocon n'est toutefois nécessaire ni à la découverte de l'hôte, ni à son infestation ultérieure. C'est ainsi qu'il arrive dans la nature, on le verra, que le planidium découvre son hôte avant que celui-ci ait tissé son cocon ; par ailleurs, une grande partie de nos élevages du parasite au laboratoire ont été effectués en offrant aux planidiums des chrysalides extraites de leurs cocons.

3.6. — Longévité du planidium

Les observations ont été réalisées au début du printemps. Lorsqu'on les conserve sans précautions particulières, notamment sans humidification de l'air, dans de simples boîtes vides maintenues au laboratoire chauffé à une température d'environ 20 °C, les planidiums survivent généralement 2 semaines, parfois 3 semaines, très rarement 1 mois, mais ils sont alors soumis à des conditions de sécheresse beaucoup plus sévères que celles qu'ils rencontrent habituellement au niveau du sol.

Lors d'une expérience qui a consisté à placer plusieurs centaines de planidiums venant d'éclore dans une boîte vide, non humidifiée, mise dans un abri météorologique implanté en plein air, et qui s'est déroulée en avril-mai, époque où les planidiums issus des œufs diapausants sont présents sur le terrain, tous les parasites étaient encore vivants 2 semaines plus tard, la plupart l'étaient encore au bout de 3 semaines, un bon tiers l'étaient toujours au bout de 5 semaines. Ces conditions, se rapprochant beaucoup plus que les précédentes des conditions naturelles, se sont donc traduites par un accroissement sensible de la longévité des parasites.

Au laboratoire, la présence de chenilles peut conduire à un fort accroissement de la longévité des planidiums, puisque l'un de ceux mis en présence de chenilles ligaturées d'*Anagasta kuehniella* (voir plus haut) était encore bien vivant 40 jours plus tard, bien que les conditions aient été, par ailleurs, celles mentionnées plus haut : pas d'humidification de l'air, laboratoire chauffé à 20 °C environ. Comme le planidium ne s'alimente pas au cours de ses phases phorétiques, il faut attribuer ce phénomène au fait que ses dépenses énergétiques diminuent alors considérablement et qu'il bénéficie dans les replis de la chenille d'une atmosphère constamment humide.

Des longévités encore plus élevées ont été observées à l'occasion de l'expérience suivante. Des planidiums venant d'éclore ont été introduits, à raison de quatre par tube, dans des tubes de verre obturés par du coton et renfermant chacun une chenille mûre de Processionnaire, puis ces tubes ont été maintenus les uns à 12 °C, les autres à 4 °C. Deux mois plus tard, toutes les chenilles avaient tissé leurs cocons ; à 12 °C, certaines s'étaient nymphosées et les autres étaient encore en prénymphes, tandis qu'à 4 °C, toutes étaient encore à ce dernier stade. Si, à 12 °C, on ne retrouvait pas de planidiums vivants dans les cocons renfermant des chrysalides, ceci résultant du fait que tous les survivants avaient déjà infesté ces dernières, on observait, à l'une comme à l'autre des deux températures, un ou plusieurs planidiums bien vivants dans la plupart des cocons renfermant des prénymphes. Dans ces conditions expérimentales, la longévité des planidiums dépasse donc facilement 2 mois, ce qui est considérable. Outre

les deux causes invoquées dans le paragraphe précédent, on peut y voir l'effet, d'une part des basses températures, qui abaissent l'activité générale de l'animal, d'autre part du fait qu'à l'intérieur des tubes, et *a fortiori* des cocons, la présence des chenilles crée une ambiance saturée en humidité.

Cette dernière expérience est particulièrement intéressante, car elle a reconstitué à peu près les conditions dans lesquelles sont souvent placés les planidiums qui éclosent au printemps, c'est-à-dire ceux qui sont issus des œufs diapausants. Comme on le verra plus loin, en effet, il est très fréquent que ces planidiums se retrouvent à l'intérieur de cocons dont l'occupant est encore au stade larvaire, si bien qu'il leur faut alors attendre sa nymphose pour pouvoir l'infester. Or, cette attente peut être longue, car les chenilles ne se nymphosent souvent que plusieurs dizaines de jours après s'être enterrées, en raison des températures généralement peu élevées qui règnent à cette époque dans le sol. L'expérience citée prouve qu'une telle attente peut être endurée sans difficultés par le planidium.

En conclusion, il apparaît que les planidiums, grâce à leurs abondantes réserves vitellines, peuvent survivre dans les conditions naturelles pendant un laps de temps qu'il n'est certainement pas excessif d'estimer à au moins 1 mois. Ils disposent ainsi de plusieurs semaines pour rechercher un hôte, puis, ce dernier atteint, ils bénéficient de conditions optimales, qui leur permettent, le cas échéant, d'attendre encore longtemps qu'il parvienne au stade nymphal.

3.7. — *Aptitude du planidium à déceler à distance la présence de l'hôte*

Issus d'œufs déposés indépendamment de la présence de l'hôte, les minuscules planidiums doivent découvrir ce dernier, qui, à leur échelle, est souvent très éloigné de leur lieu d'éclosion. On est donc en droit de s'attendre à ce qu'ils aient la faculté d'en déceler la présence à distance.

Cette hypothèse ne s'accorde guère toutefois avec les résultats que l'on obtient dans la nature lorsqu'on dépose des planidiums à la surface d'un sol dépourvu d'œufs ou de larves du Bombyliide et dans lequel se sont précédemment enfouies des Processionnaires du Pin. Une expérience, relatée plus en détail dans le chapitre suivant, en est un exemple typique : mille quarante planidiums venant d'éclore ayant été déposés en un lieu où s'étaient précédemment enfoui, à une profondeur de 20-30 cm, un groupe de trois cents chenilles, seules soixante-douze des deux cent vingt chrysalides formées ont été infestées avec succès par le Bombyliide ; 7 p. 100 seulement des planidiums ont donc été efficaces, alors que les conditions étaient particulièrement favorables à leurs recherches, puisqu'ils bénéficiaient d'un sol préalablement ameubli par l'enfouissement des chenilles. Même en tenant compte des divers facteurs de mortalité qui ont joué dans le sol (prédatisation, etc.), puis à l'intérieur de l'hôte (élimination de certains planidiums par suite d'une mauvaise adaptation à l'hôte ou de la compétition intraspécifique), ce très médiocre résultat paraît ne pouvoir s'expliquer qu'en admettant que les planidiums ne sont pas capables de déceler la présence d'hôtes distants de 20-30 cm.

Mais ce sont essentiellement les observations faites au laboratoire, à l'occasion de milliers d'élevages au cours desquels on a suivi l'activité de chaque planidium, qui s'opposent à l'hypothèse émise et emportent notre conviction. Nous n'avons, en effet, enregistré aucun indice permettant de supposer que l'hôte, qu'il soit à l'état larvaire ou nymphal, émette un quelconque stimulus décelable à distance par le planidium, mais,

bien au contraire, l'ensemble des observations nous conduisent à la conclusion que le planidium n'est absolument pas attiré par son hôte, même à très faible distance. Ceci se traduit, en particulier, par le fait que l'on se heurte à de grandes difficultés lorsqu'on tente d'obtenir, au laboratoire, l'infestation de chrysalides extraites de leurs cocons : déposés sur de telles chrysalides, les planidiums les abandonnent, en effet, très fréquemment et bien souvent n'y reviennent jamais et finissent par mourir non loin d'elles, même lorsqu'ils ne peuvent s'en éloigner de plus de 1 ou 2 cm en raison des dimensions de l'enceinte d'élevage. Il en résulte qu'il est nécessaire, pour avoir une chance raisonnable de succès, de déposer plusieurs planidiums sur chaque chrysalide et de procéder une ou deux fois par jours à l'opération qui consiste à replacer sur celle-ci tous ceux qui s'en sont éloignés.

On doit donc admettre, dans l'état actuel de nos connaissances, que le planidium recherche son hôte au hasard, ce qui explique que les femelles du Bombyliide aient une fécondité très élevée (plusieurs milliers d'œufs). Il n'est d'ailleurs pas du tout certain que la détection à distance de l'hôte serait avantageuse pour le parasite, bien au contraire, car il faut tenir compte du fait (voir un prochain article) qu'aucun mécanisme ne s'oppose au superparasitisme (infestation d'une même chrysalide par plusieurs planidiums). Celui-ci conduit à un « gaspillage » de planidiums, puisqu'un seul survit au maximum dans chaque chrysalide infestée, et doit donc être évité dans toute la mesure du possible par le parasite. Si celui-ci était capable de détecter la présence de son hôte à distance, tous les planidiums issus d'un même lieu de ponte se dirigeraient vers le groupe d'hôtes le plus proche et même vers un ou quelques individus seulement — ceux qui sont les plus rapprochés — de ce groupe, car c'est de là que leur parviendraient les stimulus les plus intenses. Le risque de superparasitisme serait donc élevé. En amenant les planidiums issus d'un même lieu de ponte à répartir leur action entre le plus grand nombre possible de groupes d'hôtes et, à l'intérieur de chacun de ces groupes, entre le plus grand nombre possible d'individus, au lieu de la concentrer sur les plus proches du lieu d'éclosion, la non-perception à distance de l'hôte limite au maximum ce risque. Elle limite d'ailleurs également le risque que la destruction ultérieure, partielle ou totale, de certains groupes d'hôtes par des Mammifères, des champignons entomopathogènes ou tout autre cause conduise à la destruction simultanée d'une fraction importante de la population larvaire du parasite.

3.8. — *Etude expérimentale de la dispersion des planidiums à partir de leur lieu d'éclosion*

3.81. — *Matériel et méthodes (fig. 3).*

L'expérience a été menée dans un jardin non fréquenté par le Bombyliide, au sol homogène, profond, assez meuble bien que tassé en surface, presque dépourvu de végétation. Des cylindres en rhodoid transparent (diamètre : 25 cm) ont été légèrement enterrés dans le sol et disposés en quatre séries, suffisamment espacées (6-8 m) pour ne pas interférer : A : un seul cylindre ; B, C, D : six, huit et douze cylindres, implantés à la périphérie de cercles de 30, 60 et 100 cm de rayons. Le 16 avril, trois cents chenilles ont été mises dans le cylindre A, cinquante dans chacun des cylindres des trois autres séries. Ces chenilles avaient été prélevées alors qu'elles descendaient des arbres, mais avant qu'elles aient atteint le sol, et n'avaient donc pu entrer en contact avec

le Bombyliide. Ne pouvant s'échapper des cylindres, elles se sont bientôt enterrées sur place et ne sont plus remontées à la surface, ce qui a permis de retirer les cylindres le 19 avril. Entre le 19 et le 25 avril, des planidiums, issus d'œufs conservés au laboratoire, ont été déposés, le jour même de leur éclosion, au centre du cylindre A (mille quarante planidiums) et aux centres de chacune des circonférences B, C et D (respectivement, quatre mille huit cent trente, cinq mille cinq cent soixante-dix et huit mille deux cent vingt planidiums).

Le 11 juin, les cocons de Processionnaire ont été prélevés ; ils s'étaient formés à des profondeurs importantes (entre 20 et plus de 30 cm), bien supérieures à celles qui sont généralement observées dans les sols des pineraies. Les chrysalides correspondantes, nettement moins nombreuses que les chenilles utilisées en raison de l'infection de certaines de ces dernières par un champignon entomopathogène, ont été réparties en deux catégories : d'une part, les chrysalides « saines », apparemment non infestées par le Bombyliide, d'autre part, les chrysalides « parasitées », infestées avec succès par ce dernier. Certaines des chrysalides relevant de l'une comme de l'autre de ces deux catégories renfermaient certainement des planidiums morts, éliminés en raison d'une mauvaise adaptation à l'hôte ou du superparasitisme, si bien que le nombre réel des planidiums ayant infesté chaque lot était en fait supérieur au nombre des chrysalides dites « parasitées » de ce lot.

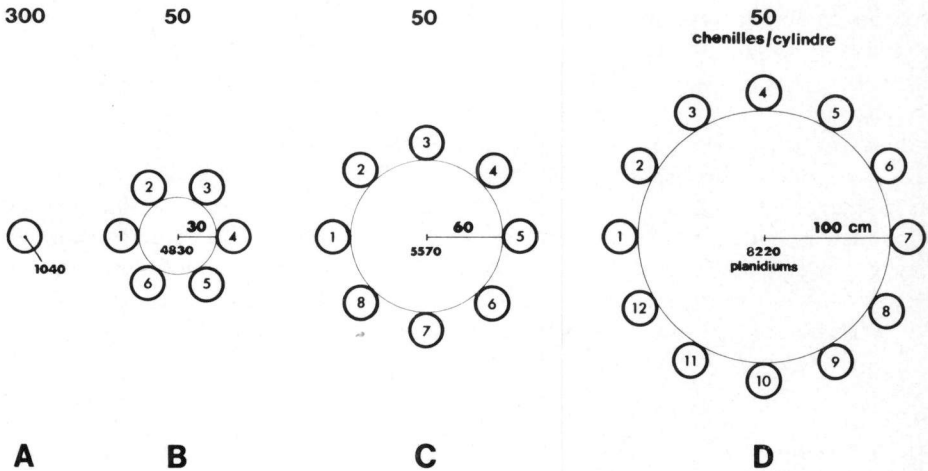


FIG. 3. — Dispositif expérimental utilisé pour étudier la dispersion des planidiums. Les cercles numérotés représentent les cylindres de rhodoïd. Les quatre séries de cylindres étaient beaucoup plus distantes l'une de l'autre que ne l'indique la figure.

3.82. — Résultats et discussion (tabl. 1 et 2).

1) Tous les lots ont été infestés par le Bombyliide. Les planidiums se déplacent donc aussi bien à la verticale de leurs lieux d'éclosion (lot A) que latéralement à ceux-ci (autres lots), et ils sont capables d'atteindre des hôtes qui en sont distants d'au moins 1 m, en projection horizontale (lots D).

TABLEAU 1

Résultats de l'expérimentation portant sur la dispersion des planidiums

Lots	Nombre de chrysalides			Taux de parasitisme (en p. 100)
	Total	Saines	Parasitées	
A	220	148	72	32,7
B1	30	11	19	63,3
B2	32	18	14	43,7
B3	30	16	14	46,7
B4	26	19	7	26,9
B5	31	20	11	35,5
B6	24	7	17	70,8
B total.....	173	91	82	47,4
C1	38	27	11	28,9
C2	28	21	7	25,0
C3	46	35	11	23,9
C4	40	31	9	22,5
C5	41	31	10	24,4
C6	36	30	6	16,7
C7	27	18	9	33,3
C8	33	28	5	15,1
C total.....	289	221	68	23,5
D1	33	28	5	15,1
D2	35	31	4	11,4
D3	27	22	5	18,5
D4	33	32	1	3,0
D5	30	26	4	13,3
D6	36	32	4	11,1
D7	42	29	13	30,9
D8	37	29	8	21,6
D9	32	29	3	9,4
D10.....	35	26	9	25,7
D11.....	32	24	8	25,0
D12.....	29	22	7	24,1
D total.....	401	330	71	17,7

TABLEAU 2

Résultats rapportés à 100 planidiums de chacune des quatre séries.

N : nombre total moyen des chrysalides d'un lot.

N_p : nombre moyen corrigé des chrysalides parasitées d'un lot = 100 fois le rapport entre le nombre moyen réel des chrysalides parasitées d'un lot et le nombre des planidiums utilisés pour la série.

	N	N _p
A	220	6,92
B	28,8	0,28
C.....	36,1	0,15
D	33,4	0,07

2) A considérer l'ensemble des séries B, C et D, il n'apparaît pas que les planidiums aient manifesté une préférence pour une ou des orientations particulières. Puisque la non-perception à distance de l'hôte par le parasite peut être considérée comme un fait acquis, on peut en déduire que, lorsque l'hôte n'est pas enfoui au niveau de leur lieu d'éclosion et que le sol est homogène, les planidiums se dispersent de façon aléatoire dans toutes les directions. Ceci ne vaut toutefois que lorsque cette dispersion est envisagée dans un plan horizontal, car il n'est pas impossible qu'une éventuelle géotaxie conduise les planidiums à manifester une certaine préférence pour des déplacements orientés plus ou moins à la verticale.

3) Le nombre total des chrysalides de chacun des lots des séries B, C et D varie relativement peu autour d'une valeur moyenne égale à une trentaine de chrysalides. Le tableau 2 donne, pour chacune de ces séries, la valeur approximative ⁽¹⁾ (grandeur N_p) de ce qu'aurait été, en moyenne, le nombre des chrysalides infestées avec succès d'un lot si l'on avait utilisé dans les trois cas un même nombre de planidiums, en l'occurrence cent : de la trentaine de chrysalides de chaque lot, le nombre moyen de celles infestées avec succès aurait été d'environ 0,28 pour une distance de 30 cm, 0,15 pour une distance de 60 cm et 0,07 pour une distance de 100 cm. L'hypothèse étant admise d'une non-perception à distance de l'hôte par son parasite, les résultats n'auraient guère différé si chaque série n'avait comporté qu'un seul lot d'une trentaine de chrysalides et si l'on avait procédé à plusieurs répétitions pour chacune des trois distances étudiées. Même en tenant compte des divers facteurs de mortalité dont ont été victimes les planidiums (action des prédateurs ; élimination partielle ou totale des planidiums ayant infesté certaines chrysalides) et du fait que les chenilles se sont enfouies à une profondeur nettement supérieure à celle que l'on observe habituellement, il apparaît donc que le rendement du processus de recherche de l'hôte par le parasite est très mauvais.

4) Dans les conditions les plus favorables pour le parasite, à savoir pour le lot A (planidiums déposés à la verticale d'hôtes peu éloignés, sur un sol ameubli par l'enfouissement des chenilles), soixante-douze seulement des mille quarante planidiums utilisés ont été efficaces. Même en tenant compte de l'action des facteurs de mortalité qui viennent d'être évoqués, il paraît difficile, comme nous l'avons remarqué dans le chapitre précédent, de ne pas imputer ce très médiocre résultat à une non-perception à distance de l'hôte par son parasite. Ceci étant, on constate (tabl. 2) que le nombre rapporté à cent planidiums des chrysalides parasitées du lot A est vingt-cinq fois plus élevé (6,92 contre 0,28) que celui relatif à un lot moyen de la série B, alors que les planidiums se trouvaient sensiblement à la même distance de leurs hôtes dans les deux cas. Le fait que l'effectif des chrysalides disponibles ait été près de huit fois plus important (deux cent vingt chrysalides contre vingt-neuf) pour le lot A que pour un lot moyen de la série B peut difficilement expliquer à lui seul l'ampleur de ce phénomène. Il faut donc supposer que les planidiums du lot A se sont déplacés plus volontiers à la verticale que dans les autres directions, soit qu'il s'agisse d'un trait général du comportement du parasite (géotaxie), soit, hypothèse très vraisemblable et qui n'exclut pas d'ailleurs la précédente, que les planidiums y aient été incités par l'ameublissement du sol consécutif à l'enfouissement des chenilles.

⁽¹⁾ Il n'y a sans doute pas, en effet, proportionnalité parfaite entre le nombre moyen des chrysalides parasitées d'un lot d'une série et le nombre des planidiums utilisés pour cette série.

3.9. — Conclusions

Les œufs de *Villa brunnea* reposent sur le sol ou bien dans une crevasse de celui-ci ou encore dans les cavités de certains objets (une pomme de pin, par exemple) jonchant sa surface. Il en éclôt des larves planidiums, qui manifestent une thigmotaxie accentuée. Lorsque le planidium éclôt en surface du sol ou atteint celle-ci, il ne tarde pas à pénétrer sous terre. Une fois enfoui dans le sol, il n'en ressort probablement plus, ou alors ce n'est vraisemblablement que de façon épisodique et pour de brefs séjours à l'air libre. Il ne fait pas de doute, nous semble-t-il, que les planidiums sont inaptes à déceler à distance, même très faible, la présence de l'hôte, si bien qu'à partir de leurs lieux d'éclosion, ils se dispersent dans toutes les directions, en cheminant au hasard ; tout au plus est-il probable que la rencontre d'une zone ameublie par un enfouissement de chenilles favorise leurs recherches, en les amenant à explorer préférentiellement ce secteur plus aisément pénétrable. Il résulte de cette non-perception de l'hôte à distance que le rendement du processus de recherches est très médiocre, ce que compense la grande fécondité des femelles du parasite. L'hôte ne peut être infesté tant qu'il est à l'état larvaire, mais la rencontre d'une chenille déclenche chez le planidium un comportement phorétique, qui peut se manifester pendant plusieurs semaines d'affilée. Le cocon joue un rôle important mais facultatif dans la découverte de l'hôte. Le planidium ne s'alimente pas tant qu'il n'a pas infesté un hôte, mais il peut néanmoins consacrer plusieurs semaines à rechercher celui-ci puis à en attendre éventuellement la nymphose. Au cours de ses recherches, il est capable de s'éloigner d'au moins 1 m de son lieu d'éclosion.

4. — Les différentes modalités de la rencontre de l'hôte

Les œufs de *Villa brunnea* éclosent, on l'a vu, soit au cours de l'été (œufs sans diapause), soit au printemps (œufs diapausants). Dans le premier cas, les planidiums ne rencontrent que des chrysalides âgées de la Processionnaire, et même que des chrysalides en diapause de longue durée lorsque l'éclosion des parasites est postérieure aux émergences des papillons. Dans le second cas, en revanche, les planidiums peuvent rencontrer non seulement des chrysalides en diapause de longue durée mais aussi les chenilles en processions de nymphose, prénymphes et/ou chrysalides de la nouvelle génération de l'hôte. En fait, l'examen de milliers de chrysalides parasitées dans la nature permet d'affirmer, en se basant sur un critère — la localisation des orifices de pénétration des planidiums dans les chrysalides — qui sera justifié dans l'article suivant, que les individus de la nouvelle génération de l'hôte sont presque toujours infestés dans les heures qui suivent leur nymphose, ce qui revient à dire que presque tous sont encore à l'état larvaire lorsqu'ils sont rencontrés par les planidiums. Compte tenu de cette observation, du fait qu'au printemps les chrysalides en diapause de longue durée sont généralement beaucoup moins abondantes que les individus de la nouvelle génération de l'hôte, et enfin du fait que, dans les basses montagnes du sud de la France tout au moins, seule une faible fraction des œufs du Bombyliide échappe à la diapause (au Mont Ventoux, on peut l'estimer à moins de 10 p. 100 des œufs), l'éventualité la plus fréquente dans ces régions est celle où l'hôte est rencontré à l'état larvaire (chenille mûre ou prénympe) par le planidium.

Lors de sa rencontre par le planidium, l'hôte se présente sous l'aspect, soit d'une chenille en cours de procession de nymphose, soit d'une chenille parvenue à son lieu de transformation mais n'ayant pas encore tissé son cocon, soit d'un cocon renfermant une chenille, une prénympe ou une chrysalide. A la lumière des observations rapportées dans les précédents chapitres, on peut reconstituer de la façon suivante ce qui se passe dans chacune de ces trois situations :

1) *Le planidium rencontre une chenille en cours de procession de nymphose* : Il est certain que cette situation peut se présenter, car les œufs de *Villa brunnea* éclosent avant que les dernières chenilles de la Processionnaire aient quitté les arbres. Au cours de leurs processions à la surface du sol, les chenilles se déplacent en colonnes de quelques individus à plusieurs centaines. Ces déplacements, dont l'ampleur et la durée sont fonction de la température et du substrat (Demolin, 1971), sont entrecoupés de phases de repos, au cours desquelles les individus d'une même procession se rassemblent en un amas et s'enfouissent très légèrement dans le sol, en constituant un « enfouissement temporaire ». Au bout de plusieurs jours, ces déplacements prennent fin et la procession s'enterre plus profondément, donnant naissance à un « enfouissement définitif ».

Au cours de leurs pérégrinations, les chenilles peuvent entrer en contact avec des planidiums. Comme ceux-ci se déplacent vraisemblablement surtout sous terre, le phénomène a le maximum de chances de se réaliser lorsque les chenilles pénètrent dans le sol, donc au cours des phases d'enfouissement temporaire ou lors de l'enfouissement définitif. Une fois le contact établi, il y a toute chance que le comportement phorétique du planidium l'amène à se fixer au fond de l'un des plis tégumentaires de la chenille, emplacement où il risque peu d'être arraché de son hôte ou blessé lors des déplacements de celui-ci, puis à se faire transporter par cette chenille jusqu'au lieu de nymphose de cette dernière. On se trouve alors ramené à la situation suivante.

La réalité d'un tel phénomène est démontrée par le fait suivant : lorsqu'on récolte des chenilles processionnant à la surface du sol, puisqu'on les isole dans des tubes de verre obturés par du coton, il arrive que certaines des chrysalides qui en proviennent se révèlent parasitées par *Villa brunnea*, preuve que les chenilles correspondantes étaient déjà contaminées par le Bombyliide avant leur récolte. On pourrait certes supposer que ces chenilles transportaient non des planidiums mais des œufs du Bombyliide, qui se seraient accrochés à leurs touffes de poils, mais en fait une telle hypothèse ne peut être retenue. S'il en allait ainsi, en effet, le phénomène décrit s'observerait tout au long de la période, généralement longue (1 à 2 mois), des processions de nymphose, alors que nous ne l'avons observé que vers la fin de cette période, ce qui prouve en outre, d'ailleurs, que, dans la région étudiée tout au moins (Mont Ventoux, Vaucluse), les œufs de *Villa brunnea* n'ont pas encore commencé à éclore lorsqu'apparaissent les premières processions au sol.

On se trouve donc en présence du cas, sans doute rare, d'un parasite dont la larve infestante peut éventuellement se faire transporter jusqu'au lieu d'infestation par l'individu même qu'elle parasitera ultérieurement lorsqu'il sera parvenu à un stade approprié. Ceci étant, il ne fait pas de doute — les faibles taux de parasitisme enregistrés lorsqu'on récolte des processions de chenilles en font foi — que ce mode de contamination de l'hôte est de loin moins fréquent que les deux suivants, qui s'en distinguent par le fait que le planidium est seul à jouer un rôle actif dans la rencontre hôte-parasite et qu'il n'est pas transporté à distance par son hôte. Le comportement pho-

rétiq ue du planidium de *Villa brunnea* paraît donc n'avoir que des effets bénéfiques assez insignifiants sur l'efficacité parasitaire du Bombyliide. Il n'est toutefois pas impossible que son rôle soit très important dans les cas où les populations de l'hôte et de son parasite sont toutes deux à des niveaux très bas, car la probabilité est alors très minime, en raison du faible rayon d'action des planidiums, que puissent se réaliser l'un ou l'autre des deux modes de rencontre suivants.

2) *Le planidium rencontre une chenille parvenue à son lieu de transformation, mais n'ayant pas encore tissé son cocon* : Le planidium présente le même comportement phorétique que dans la situation précédente et il reste ainsi solidaire de la chenille durant le tissage du cocon, après quoi on se trouve ramené à ce qui se passe dans la situation suivante, lorsqu'un planidium pénètre dans un cocon renfermant une prénymphe.

3) *Le planidium rencontre un cocon* : La texture du cocon incite le planidium à se faufiler dans son tissage soyeux. Une fois parvenu à l'intérieur du cocon, il n'en ressort plus quel qu'en soit le contenu. Au cours de ses déambulations dans le cocon, il ne peut manquer d'entrer en contact avec son hôte, dont le volume n'est guère inférieur. Si l'hôte est au stade nymphal, le planidium peut l'infester immédiatement. Sinon, il lui faut attendre qu'il se nymphose, mais il bénéficie alors de conditions microclimatiques optimales pour sa survie. Au cours de cette attente, le planidium présente certainement, de façon plus ou moins continue, un comportement phorétique, tout au moins tant que l'hôte offre des replis accessibles et n'est donc pas transformé en une prénymphe contractée et inerte.

Reçu pour publication en juillet 1979.

Summary

*Biology of the planidium larva of Villa brunnea Beck.,
a bombyliid fly parasite of the pine processionary moth.
I Search for and finding of the host*

Villa brunnea develops as an internal parasite in the soil-inhabiting pupae of the pine processionary moth, *Thaumetopoea pityocampa* Schiff., which is its only host, or nearly so, in the nature. The bombyliid eggs lie on the soil or close to its surface. They give planidium-like larvae which enter the soil in search of one host and whose behaviour is distinguished by a strongly marked thigmotaxy. The planidia don't feed so long they have not infested a host. Nevertheless, their longevity certainly can exceed one month in the natural conditions, and they are able to reach a host at least one meter distant from their hatching sites. The planidium is unable to locate a host at a distance, even very short. Thus, it searches for its host at random, except that the breaking up of the soil following from burying of caterpillars guides doubtless at times its movements. The host may be discovered at various developmental stages (caterpillar in course of « pupation procession » ; caterpillar arrived at its pupation site but having not yet spun its cocoon ; caterpillar, prepupa or pupa in their cocoons), but only the pupa can be infested by the parasite. When the host is discovered at the larval stage, the planidium clings to the caterpillar's integument and may thus be carried up to the latter's pupation site (phoretic behaviour). As regards the cocoon, it plays an important but facultative part in the host discovery, by functioning as a kind of trap « capturing » the planidia that come into contact with it.

Références bibliographiques

- ANDROIC M., 1957. La Processionnaire du Pin (*Cnethocampa pityocampa* Schiff.). Etude biologique et écologique. *Ann. Exper. for.*, Zagreb, **13**, 351-459.
BILIOTTI E., DEMOLIN G., HAM R., 1964. Caractères de la diapause nymphale chez *Thaumetopoea pityocampa* Schiff. *C. R. Acad. Sci. Paris*, **258**, 706-707.

- BILIOTTI E., DEMOLIN G., DU MERLE P., 1965. Parasitisme de la Processionnaire du Pin par *Villa quinquemfasciata* Wied. apud Meig. (Dipt. Bombyliidae). Importance du comportement de ponte du parasite. *Ann. Epiphyties*, **16**, 279-288.
- DEMOLIN G., 1967. Grégarisme et subsocialité chez *Thaumetopoea pityocampa* Schiff. Nid d'hiver. Activité de tissage. *C. R. V^e Congr. Union intern. Etude Insectes sociaux*, Toulouse 1965, 69-77.
- DEMOLIN G., 1969a. Comportement des adultes de *Thaumetopoea pityocampa* Schiff. Dispersion spatiale, importance écologique. *Ann. Sci. forest.*, **26**, 81-102.
- DEMOLIN G., 1969b. Bioecologia de la « Procesionaria del pino » *Thaumetopoea pityocampa* Schiff. Incidencia de los factores climaticos. *Bol. Serv. Plagas forest.*, Madrid, **12** (23), 9-22.
- DEMOLIN G., 1971. Incidences de quelques facteurs agissant sur le comportement social des chenilles de *Thaumetopoea pityocampa* Schiff. (Lepidoptera) pendant la période des processions de nymphose. Répercussion sur l'efficacité des parasites. *Ann. Zool. Ecol. anim.*, n° hors-série « La lutte biologique en forêt », 33-56.
- DU MERLE P., 1964. Cycle biologique d'un Diptère Bombyliidae du genre *Villa*. *C. R. Acad. Sci. Paris*, **259**, 1657-1659.
- DU MERLE P., 1966. Modalités de l'accouplement chez un Diptère Bombyliidae, *Villa quinquemfasciata*. *Ann. Soc. ent. Fr.*, N. S., **2**, 617-623.
- DU MERLE P., 1969. Existence de deux diapauses facultatives au cours du cycle biologique de *Villa brunnea* Beck. (Dipt., Bombyliidae). *C. R. Acad. Sci. Paris*, **D 268**, 2433-2435.
- DU MERLE P., 1970. Biologie et écologie d'un Diptère Bombyliidae, *Villa brunnea* Becker, parasite de la Processionnaire du Pin. *Ann. Zool. Ecol. anim.*, n° hors-série **3**, 111-116.
- DU MERLE P., 1971. Sur quelques facteurs qui régissent l'efficacité de *Villa brunnea* Beck. (Dipt. Bombyliidae) dans la régulation des populations de *Thaumetopoea pityocampa* Schiff. (Lep., Thaumetopoeidae). *Ann. Zool. Ecol. anim.*, n° hors-série « La lutte biologique en forêt », 57-66.
- DU MERLE P., 1972. Morphologie de la larve planidium d'un Diptère Bombyliidae, *Villa brunnea*. *Ann. Soc. ent. Fr.*, N. S., **8**, 915-950.
- DU MERLE P., 1975. Les hôtes et les stades pré-imaginaux des Diptères Bombyliidae : revue bibliographique annotée. *Bulletin O. I. L. B./S. R. O. P.*, **1975/4**, 1-289.
- HULL F. M., 1973. Bee flies of the world. The genera of the family Bombyliidae. *Smiths. Institut. Press* Washington, xii + 687 p.

Biologie de la larve planidium de *Villa brunnea* Beck., Diptère Bombyliide parasite de la Processionnaire du Pin.

II. — Infestation de l'hôte

P. DU MERLE

Station de Zoologie forestière,
Centre de Recherches d'Avignon, I.N.R.A.,
avenue Vivaldi, 84000 Avignon

Résumé

La larve planidium de *Villa brunnea* ne peut infester son hôte qu'après la nymphose de celui-ci. Selon les circonstances, l'infestation de la chrysalide est « directe » ou « différée ». Dans le premier cas, le planidium transperce, en un point quelconque, les téguments qui limitent extérieurement la chrysalide, puis il pénètre à l'intérieur de cette dernière. Le second mode d'infestation, très fréquent dans la nature, s'observe lorsque le planidium se trouve au contact d'une chrysalide fraîchement formée, dont les segments et appendices ne sont pas encore soudés entre eux. En ce cas, le planidium se glisse tout d'abord dans un repli intersegmentaire ou sous un fourreau céphalo-thoracique de la chrysalide (« infestation apparente » de l'hôte), puis il transperce une paroi tégumentaire profonde de celle-ci et pénètre enfin réellement à l'intérieur de son hôte (« infestation effective » de l'hôte). Lorsqu'il est au contact de certains matériaux inertes, comme une paroi de polystyrène ou de gélatine, le planidium cherche souvent à transpercer ceux-ci. Son comportement de forage est donc déclenché par les qualités physiques de la surface attaquée. Le planidium peut commencer à forer les téguments d'une chrysalide dès le jour de son éclosion. A température constante, l'infestation directe de l'hôte n'est plus possible au-dessous d'un seuil égal à environ 13 °C.

1. — Introduction

Villa brunnea Becker se développe à l'état larvaire en endoparasite des chrysalides de la Processionnaire du Pin, *Thaumetopoea pityocampa* Schiff. (Lep., *Thaumetopoeidae*). Chez ce parasite, comme chez la plupart des autres représentants de la famille des *Bombyliidae*, les œufs sont déposés à distance de l'hôte et c'est à la larve nouveau-née, de type planidium, qu'incombe la recherche puis l'infestation de celui-ci. Dans un premier article (Du Merle, 1979), après avoir rappelé brièvement les principaux traits de la biologie de la Processionnaire et de *Villa brunnea*, nous avons décrit la recherche de l'hôte par le planidium de ce Bombyliide. On en retiendra les faits suivants : le planidium ne s'alimente pas tant qu'il n'a pas infesté son hôte ; il n'est pas capable d'en déceler la présence à distance, même très faible, et le recherche donc au hasard ; au terme de cette recherche, le planidium parvient

à l'intérieur du cocon souterrain de la Processionnaire et dès lors n'en ressort plus, quel qu'en soit le contenu ; une fois dans le cocon, il se trouve en présence, soit d'une chenille ou d'une prénymphe, soit d'une chrysalide ; seul ce dernier stade (fig. 1) peut être infesté, si bien que, dans la première éventualité, le planidium doit attendre, parfois longtemps, la nymphose de son hôte.

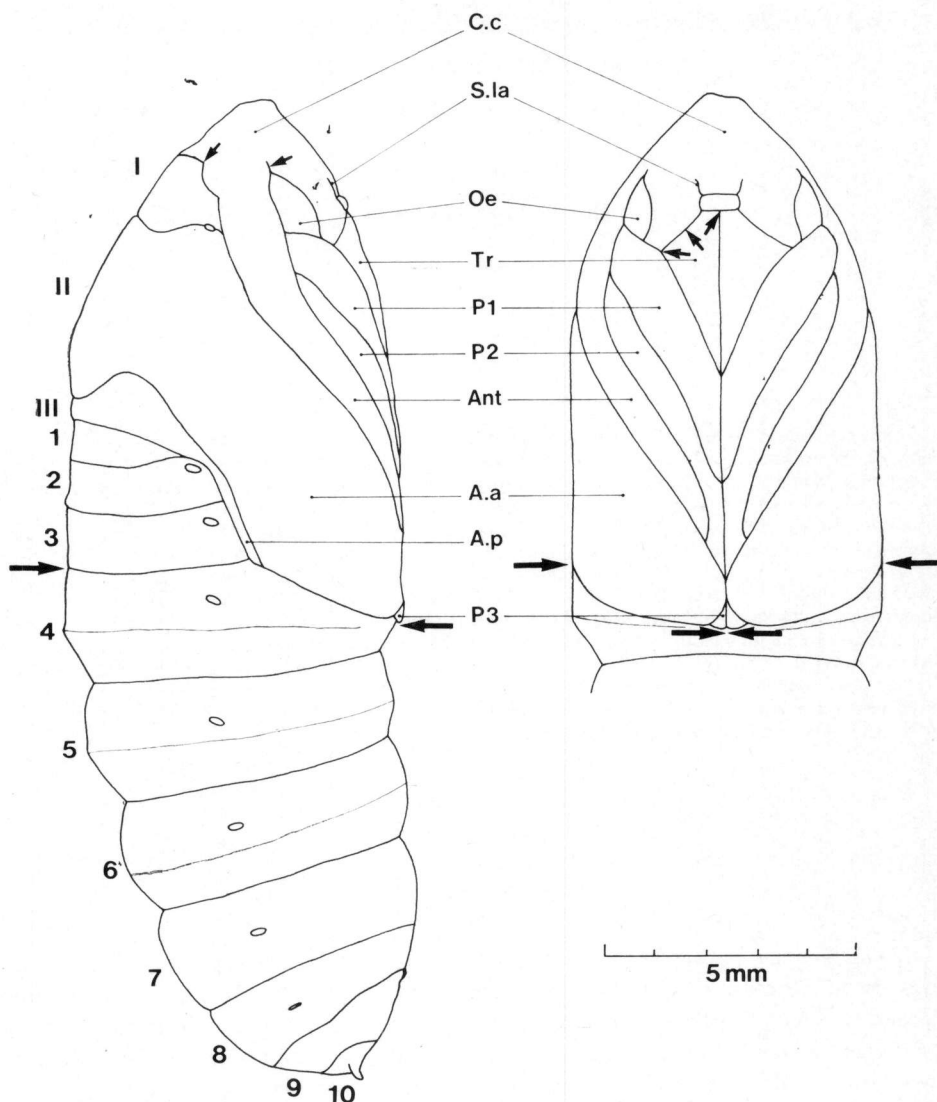


FIG. 1. — Chrysalide de Processionnaire du Pin. En cas d'infestation différée, les lieux de pénétration apparente sont à peu près toujours situés sur la portion de la chrysalide délimitée postérieurement par les grandes flèches ; les lieux privilégiés de pénétration apparente sont désignés par les petites flèches.

A. a. : aile antérieure ; A. p. : aile postérieure ; Ant. : antenne ; C. c. : capsule céphalique ; Oe. : œil ; P1, P2, P3 : pattes antérieure, médiane, postérieure ; S. la. : sillon du labre ; Tr. : trompe.

On rappellera également que le planidium de *Villa brunnea* est une larve vermiforme, longue d'environ 1,7 mm, pourvue de sept paires de pseudopodes abdominaux et de longues soies thoraciques et caudales ; ses pièces buccales comportent deux crochets mandibulaires aigus, se mouvant dans un plan vertical ; son labre est armé de six fortes denticulations sclérifiées, qui constituent la « crête labrale » (Du Merle, 1972).

Le présent article porte sur les modalités de l'infestation de la chrysalide. Ces modalités diffèrent selon le stade évolutif atteint par l'hôte lors de sa découverte : s'il s'agit d'une chrysalide âgée d'au moins quelques heures, le planidium transperce les téguments externes de celle-ci ; s'il s'agit d'un stade plus précoce (chenille, pré-nymphé ou chrysalide venant d'émerger), le planidium attaque presque toujours la chrysalide fraîchement formée, dont il transperce alors les téguments profonds. Ces deux modes d'infestation seront dénommés, le premier *infestation directe*, le second *infestation différée*.

Les deux modes d'infestation ont été étudiés au laboratoire, à l'occasion de milliers d'élevages, réalisés généralement en offrant aux planidiums des chrysalides de Processionnaire d'âges variés, extraites de leurs cocons, puis disposées dans des enceintes, où elles reposaient dans des dépressions en forme de berceaux pratiquées en surface d'une couche de plâtre préalablement coulée sur le fond. Les observations ont également porté sur des milliers de chrysalides parasitées de Processionnaire provenant de la nature. Divers critères permettent en effet presque toujours de déterminer *a posteriori* et avec précision chez une chrysalide, non seulement le nombre des planidiums qui l'ont infestée, mais aussi, et pour chacun d'eux, la façon dont s'est déroulée l'infestation (mode d'infestation utilisé, emplacement du lieu de pénétration, etc.). Ces critères sont de deux sortes : d'une part, la présence et la localisation des orifices de pénétration des planidiums (voir la suite du texte) ; d'autre part, la présence, la configuration et la localisation de diverses formations plus ou moins mélanisées résultant des réactions des chrysalides à leur infestation et qui seront étudiées en détail dans l'article suivant.

2. — L'infestation directe de la chrysalide

Dans ce mode d'infestation, le planidium s'introduit à l'intérieur de la chrysalide après en avoir transpercé les téguments visibles extérieurement. La chrysalide peut être infestée de façon directe à n'importe quelle étape de son évolution, dès lors que ses téguments sont suffisamment durcis et qu'elle est, en conséquence, âgée d'au moins une dizaine d'heures : elle peut être très jeune ou âgée de plusieurs années, se trouver ou non en diapause, s'être formée depuis peu ou être à la veille de l'émergence du papillon.

2.1. — Exploration de la chrysalide par le planidium

Déposé sur une chrysalide de Processionnaire extraite de son cocon, le planidium ne présente tout d'abord aucune modification de son comportement exploratoire habituel. Il se déplace sur la chrysalide, puis très fréquemment s'en éloigne, souvent définitivement, si bien qu'il est généralement nécessaire de le replacer à

plusieurs reprises sur elle avant d'observer le début de son comportement d'infestation. Dans les conditions naturelles, ce problème ne se pose pas, car le planidium ne peut manquer de revenir au contact de la chrysalide au cours de ses déambulations dans le cocon, qui est à peine plus volumineux.

Cette « indifférence » initiale du parasite envers son hôte est telle que, même lorsqu'on procède deux fois par jour à l'opération qui consiste à replacer sur les chrysalides les planidiums qui s'en sont éloignés, il est courant qu'un nombre élevé de ceux-ci finissent par mourir, le plus souvent à distance de ces chrysalides, sans avoir cherché à les infester (voir, par exemple, les données du tabl. 1).

TABLEAU 1

*Durée approximative à 20 °C du laps de temps écoulé
entre le dépôt de deux cents planidiums sur des chrysalides âgées d'environ 2 semaines
et le début de leur comportement de forage*

Nbre de jours	Nbre des planidiums commençant à forer	p. 100 absolus ⁽¹⁾	p. 100 relatifs ⁽²⁾
≤ 1	11	5,5	11,3
2	43	21,5	44,3
3	21	10,5	21,6
4	15	7,5	15,5
5	4	2,0	4,1
6	1	0,5	1,0
7	2	1,0	2,1
Nbre total des planidiums ayant foré.....	97	48,5	
Nbre des planidiums morts sans avoir foré...	103	51,5	

⁽¹⁾ Par rapport aux 200 planidiums observés.

⁽²⁾ Par rapport aux 97 planidiums ayant manifesté un comportement de forage.

Dans le cas contraire, on observe, au bout d'un laps de temps très variable (parfois 1 h ou 2 seulement, parfois 1 semaine ou plus), une modification du comportement du planidium. Celui-ci n'abandonne plus la chrysalide, se déplace de moins en moins activement à sa surface et fait de longues pauses, au cours desquelles il paraît en ausculter les téguments avec son extrémité céphalique. Finalement, on constate que le planidium a commencé à entamer les téguments de la chrysalide : c'est le début du comportement de forage. Celui-ci peut se déclencher moins de 12 h après le dépôt du planidium sur la chrysalide, mais, en règle générale, il s'écoule au moins 1 jour avant qu'il se manifeste. Le tableau 1 donne les résultats relatifs à deux cents planidiums déposés sur des chrysalides d'âge moyen, conservées à la température de 20 °C ; deux fois par jour, on a remplacé sur les chrysalides ceux des planidiums qui s'en étaient éloignés.

2.2. — Le forage des téguments de la chrysalide (fig. 2-3)

Le planidium creusant les téguments d'une chrysalide se plaque contre celle-ci et s'y agrippe fermement à l'aide de ses pseudopodes abdominaux. Sa région céphalo-

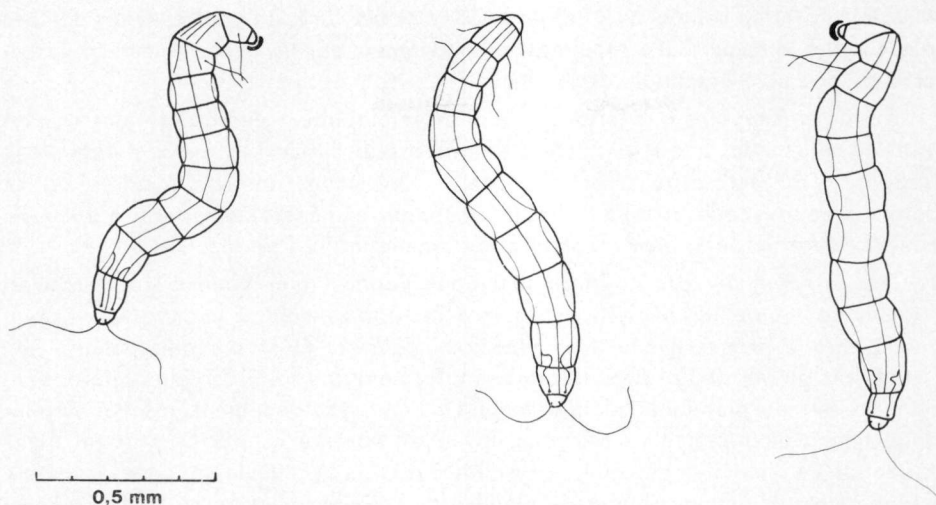


FIG. 2. — Postures prises par le planidium au cours du forage des téguments d'une chrysalide (infestation directe).

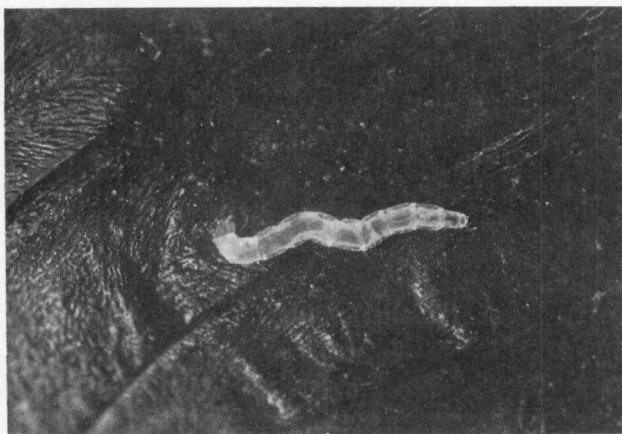


FIG. 3. — *Planidium* forant les téguments d'une chrysalide de *Processionnaire du Pin*. Le parasite, dont la tête est située à gauche, est étroitement appliqué contre son hôte et présente un aspect sinueux caractéristique.

thoracique est recourbée en « col de cygne ». On distingue difficilement, même à très fort grossissement, le mécanisme du forage. Les crochets mandibulaires, qui se meuvent dans un plan vertical, sont animés de mouvements très rapides de va-et-vient et jouent certainement un rôle essentiel dans le processus ; en inclinant sa région antérieure tantôt vers la droite et tantôt vers la gauche, le planidium leur donne la possibilité d'agir dans presque toutes les directions. L'examen à la loupe binoculaire ne permet pas de distinguer la crête labrale. Du fait que cette formation se trouve

obligatoirement en contact avec les parois de l'orifice foré, on peut toutefois déduire qu'elle agit à la façon d'une râpe mise en mouvement par les déplacements très rapides mais de faible amplitude de la tête.

Au fur et à mesure que le forage avance, le planidium s'écrase de plus en plus contre la chrysalide, ce qui lui confère un aspect plus ou moins vitreux et diminue le risque qu'il soit écrasé ou arraché de son lieu de forage par la chrysalide, qui se contorsionne souvent beaucoup ; en outre, il adopte, en général, une posture sinueuse, souvent en forme de S, bien reconnaissable, même à l'œil nu (fig. 3).

Dès le début du forage, le point attaqué donne l'impression d'être recouvert d'un peu de liquide. Les débris très fins arrachés à la cuticule de la chrysalide s'accumulent ensuite progressivement en une bouillie brune plus ou moins pâteuse, qui s'amoncele autour de l'orifice en formation, formant une sorte de petit cratère, dans lequel la tête du planidium plonge de plus en plus profondément, jusqu'à devenir complètement invisible. Il se peut que le liquide observé résulte simplement d'une exsudation de l'hémolymph de la chrysalide à travers la cuticule attaquée. Toutefois, comme le planidium est pourvu de glandes mandibulaires et de glandes salivaires très développées (Du Merle, 1972), il est très possible que les unes ou les autres secrètent au cours du forage une substance jouant le rôle d'un lubrifiant ou même renfermant des enzymes facilitant l'attaque de la cuticule. Une hypothèse analogue a d'ailleurs été émise par des auteurs étudiant certains Diptères *Tachinidae* (Pantel, 1910 ; Prell, 1915 ; Michalk, 1935 ; Bovien et Bolwig, 1939, 1940 ; Léonide, 1969) et *Nemestrinidae* (Spencer, 1958), dont les jeunes larves doivent, elles aussi, se frayer un passage au travers des téguments de l'hôte. Des observations portant sur quelques planidiums en cours de forage avaient mis en évidence un accroissement du volume et de la réfringence de leurs glandes mandibulaires (Du Merle, 1972), mais il est apparu depuis que ce phénomène ne s'observe pas toujours chez de tels planidiums, si bien que l'on ne peut en tirer argument en faveur de l'hypothèse selon laquelle ces glandes joueraient effectivement un rôle dans le forage des téguments de la chrysalide.

Il arrive que le planidium abandonne un forage en cours, même lorsque celui-ci est déjà presque achevé. Cet abandon peut résulter du choc thermique provoqué par l'éclairage utilisé par l'observateur ou du fait qu'une contorsion de la chrysalide en a arraché le planidium, mais il n'a parfois pas de cause connue. Quoi qu'il en soit, le planidium reprend alors son comportement exploratoire habituel, puis il recommence éventuellement, quelque temps plus tard, à creuser la cuticule de la chrysalide. Il peut dès lors tout aussi bien avoir regagné l'emplacement du forage délaissé et achever ce dernier qu'entreprendre un nouveau forage en un autre point de la chrysalide. Certains planidiums entreprennent ainsi trois forages successifs de la même chrysalide en trois emplacements différents avant d'infester celle-ci.

Une fois achevé, l'orifice foré se présente sous la forme d'un cercle parfaitement régulier, au contour lisse. Son diamètre est de 50 μ , égal donc au diamètre basal de la tête du planidium, mais nettement inférieur au diamètre maximal de sa région thoraco-abdominale (130 μ chez le planidium en extension moyenne). Les débris cuticulaires arrachés aux téguments de la chrysalide sont accumulés autour de l'orifice et forment un petit cratère tronconique brun-jaunâtre, de diamètre extérieur égal à 100-120 μ , qui se dessèche rapidement après la pénétration du planidium à l'intérieur de son hôte et n'adhère guère aux téguments de ce dernier.

2.3. — *Localisation des lieux de forage et durée de celui-ci*

La chrysalide peut être attaquée en n'importe lequel de ses points, stigmates exclus. Le planidium creuse même parfois au niveau des sutures séparant les segments et les divers fourreaux céphalo-thoraciques, mais l'orifice est alors foré un peu de biais, de façon à déboucher à l'intérieur de la chrysalide. Des observations relatives à mille vingt-six planidiums montrent (tabl. 2) que, lorsque les chrysa-

TABLEAU 2

*Fréquences absolues et relatives des lieux de forage
de mille vingt-six planidiums déposés sur des chrysalides
extraites de leurs cocons (infestation directe)*

Emplacement des lieux de forage	n	p. 100
Capsule céphalique.....	82	8,0
Ptérothèques	119	11,6
Autres fourreaux céphalo-thoraciques....	163	15,9
Tergites thoraciques.....	144	14,0
Abd. 1-3.....	173	16,9
Abd. 4.....	218	21,2
Abd. 5-10.....	127	12,4

lides sont infestées au laboratoire après avoir été extraites de leurs cocons, les régions les plus attaquées sont le thorax (fourreaux céphalo-thoraciques compris) et les quatre premiers segments abdominaux : 80 p. 100 des forages sont réalisés sur cette portion de la chrysalide, qui ne représente pourtant qu'à peine la moitié de sa longueur. Il semble en être de même chez les chrysalides infestées dans la nature, mais nous n'avons pu en examiner un nombre suffisant pour en être certain. Cette préférence des planidiums pour la région médiane des chrysalides a deux causes : tout d'abord, les contorsions des segments postérieurs des chrysalides, qui dérangent les planidiums qui se trouvent en surface et les amènent alors souvent à s'en éloigner ; ensuite, la thigmotaxie très accentuée des planidiums (Du Merle, 1979), qui les incite souvent à commencer leurs forages en un lieu où ils sont au contact à la fois de la chrysalide et du substrat sur laquelle celle-ci repose, condition que la partie médiane, renflée, de la chrysalide satisfait toujours.

Les planidiums mettent un temps très variable pour transpercer la cuticule de leur hôte : de moins de 12 h à 8 jours au moins. La durée du forage dépend, en particulier, de l'âge de la chrysalide, car les téguments d'une chrysalide récemment formée sont moins résistants et donc plus rapidement transpercés que ceux d'une chrysalide âgée, et de la localisation du point attaqué, car la dureté et l'épaisseur des téguments varient beaucoup d'un point à un autre de la chrysalide. Les données du tableau 3 illustrent ces phénomènes. On y voit en particulier que, lorsque les téguments de la chrysalide ont achevé de se durcir, ce qui demande environ 1 semaine au laboratoire, la durée du forage est en général de 1 à 2 jours au niveau du thorax et de l'abdomen, de 1 à 3 jours au niveau d'une suture thoracique, de 2 à 5 jours au niveau de la capsule céphalique.

TABLEAU 3

*Variabilité de la durée approximative du forage à 20 °C.
Incidence de l'emplacement du lieu de forage
et de l'âge de la chrysalide (infestation directe)*

Durée (en jours)	Thorax et Abdomen				Sutures thoraciques				Capsule céphalique			
	chrysalides jeunes ⁽²⁾		chrysalides âgées ⁽³⁾		chrysalides jeunes		chrysalides âgées		chrysalides jeunes		chrysalides âgées	
	n ⁽¹⁾	p. 100	n	p. 100	n	p. 100	n	p. 100	n	p. 100	n	p. 100
≤ 1	225	95,3	123	53,7	41	84,0	9	19,1	6	60,0		
2	11	4,7	98	42,8	7	14,0	15	31,9	4	40,0	3	16,7
3			6	2,6	2	4,0	14	29,8			4	22,2
4			2	0,9			5	10,6			4	22,2
5							3	6,4			3	16,7
6							1	2,1			2	11,1
7											1	5,5
8											1	5,5
Nbre total de plani- diums testés.....	236		229		50		47		10		18	

⁽¹⁾ n : nombre d'observations.

⁽²⁾ Agées de moins de 4 jours.

⁽³⁾ Agées de plus de 8 jours.

Pour une même localisation du point creusé sur des chrysalides de même âge, la durée du forage peut varier du simple au double, et même au triple, ce qui résulte sans doute en partie d'une certaine variabilité des chrysalides pour ce qui est de la dureté ou de l'épaisseur de leurs téguments. Toutefois, le fait que ce phénomène puisse également s'observer lorsque deux planidiums creusent simultanément la même chrysalide en deux points presque contigus ou en des emplacements identiques mais situés de part et d'autre de son plan de symétrie prouve qu'il résulte également, et même peut-être principalement, d'une certaine variabilité des planidiums eux-mêmes pour ce qui est de leur vigueur, de l'efficacité de leur appareil de forage (crochets mandibulaires + crête labrale) ou même de l'abondance ou de la composition des sécrétions hypothétiques de leurs glandes mandibulaires ou salivaires.

2.4. — Pénétration du planidium dans la chrysalide (fig. 4)

Lorsque les téguments de la chrysalide sont entièrement perforés, le planidium commence à s'introduire dans celle-ci. Sa tête puis son thorax se glissent dans le minuscule orifice, tandis que les segments suivants se recourbent progressivement. Quand le premier segment abdominal a disparu à son tour, l'abdomen du planidium se redresse à la verticale ; de temps à autre, sa portion encore visible à l'extérieur se recourbe ventralement ou s'agite en tous sens. La pénétration des segments abdominaux est lente et entrecoupée de temps de repos. L'observation de planidiums pénétrant dans de jeunes chrysalides, aux téguments encore relative-

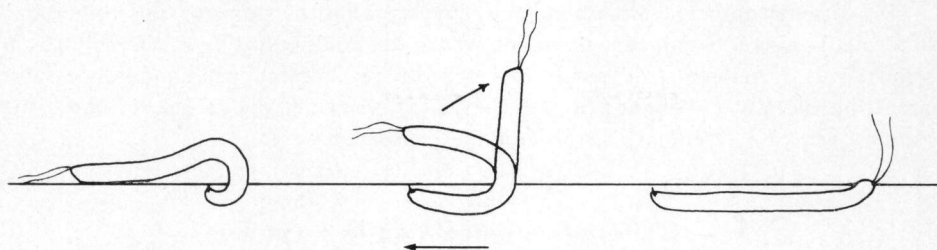


FIG. 4. — Trois étapes de la pénétration d'un planidium dans une chrysalide (infestation directe).
A droite, position du planidium au début de la phase fixée de sa vie endoparasitaire.

ment transparents, montre qu'à l'intérieur de son hôte, le parasite progresse parallèlement aux téguments de celui-ci, en s'y agrippant à l'aide de ses crochets buccaux. Finalement, il n'émerge plus au centre du petit cratère de débris entourant l'orifice de pénétration que le segment caudal, surmonté de ses deux longues soies. La progression du planidium s'arrête alors, et ce n'est qu'au bout d'un certain temps, pouvant atteindre une vingtaine de jours, que le parasite se libérera complètement. Les caractéristiques et la signification de cette « phase de vie fixée » seront étudiées dans l'article suivant.

Le laps de temps nécessaire à la pénétration d'un planidium varie de 30 à 75 mn et ne paraît pas dépendre de la localisation du lieu de pénétration.

Il est intéressant de noter que, lorsque l'attaque de la chrysalide survient peu avant l'émergence du papillon, le planidium s'introduit non pas à l'intérieur de son hôte, mais entre les téguments de la chrysalide et ceux du futur imago, si bien qu'il ne peut alors y avoir d'infestation réussie de l'hôte.

2.5. — Les facteurs de mortalité affectant les planidiums avant et pendant l'infestation

Ces facteurs sont divers :

1) Certains planidiums sont écrasés par les chrysalides, qui se contorsionnent souvent en tous sens et dont l'agitation peut s'accroître considérablement lorsqu'un parasite se met à creuser leurs téguments. Ces accidents sont beaucoup moins fréquents lorsque les chrysalides sont très jeunes ou, au contraire, proches de l'émergence, car elles ne remuent alors que rarement et sans grande énergie. Ils sont sans doute plus rares dans la nature, où le cocon amortit les chocs, que dans nos élevages au laboratoire, où les chrysalides reposent directement sur du plâtre.

2) Lorsque le planidium est sur le point de pénétrer dans une jeune chrysalide aux téguments incomplètement raffermis, il arrive que jaillisse de la perforation une grosse goutte d'hémolymphe, qui engluie le parasite et provoque sa mort.

3) Lorsque les planidiums s'attaquent à des téguments particulièrement durs et épais, en particulier ceux de la capsule céphalique, certains réussissent à les transpercer, mais d'autres, à l'appareil de forage peut-être moins efficace, n'y parviennent pas et finissent par mourir, après avoir parfois creusé pendant une dizaine de jours d'affilée.

4. La pénétration du planidium dans la chrysalide ne parvient pas toujours à son terme, le plus souvent, sans doute, en raison des contorsions de la chrysalide, qui perturbent le déroulement de cette phase délicate de l'infestation. Le planidium, plus ou moins profondément engagé dans la chrysalide, peut survivre longtemps dans cette position (jusqu'à 3 semaines), avant de finir par succomber.

3. — L'infestation différée de la chrysalide

Ce mode d'infestation est présenté par la plupart des planidiums qui parviennent au contact de leur hôte avant que celui-ci se soit nymphosé. L'infestation débute alors à un moment très précis du développement de l'hôte, à savoir au cours des quelques heures qui suivent sa mue nymphale. Elle comporte deux phases successives :

— dans un premier temps, la jeune chrysalide étant à un stade où ses différents segments et appendices ne sont pas encore soudés entre eux, le planidium s'insinue à l'intérieur de l'un de ses replis et disparaît à la vue, tout en demeurant, en fait, à l'extérieur de son hôte : c'est la phase de *pénétration apparente* du parasite ou d'*infestation apparente* de l'hôte ;

— dans un deuxième temps, le planidium s'introduit réellement à l'intérieur de la chrysalide, après en avoir transpercé les téguments : c'est la phase de *pénétration effective* du parasite ou d'*infestation effective* de l'hôte.

Le qualificatif « différé » attribué à ce mode d'infestation rappelle, d'une part que l'hôte est rencontré à un stade trop jeune, si bien que le planidium doit attendre sa transformation pour l'infester, d'autre part que le planidium ne commence à forer les téguments de la chrysalide qu'après avoir procédé à son infestation apparente.

3.1. — Description et évolution de la jeune chrysalide de *Thaumetopoea pityocampa* (voir fig. 1)

Description de la jeune chrysalide.

Ses téguments sont mous, de couleur claire. Les fourreaux des appendices sont libres (ceux des pattes sont repliés deux fois sur eux-mêmes) et les segments du corps tous mobiles. La portion de la chrysalide s'étendant de l'apex céphalique à l'urite quatre présente un véritable labyrinthe de replis communiquant avec l'air libre et qui s'entrouvent plus ou moins selon ses contorsions. Ce sont : 1) les replis qui constitueront l'endosquelette de la chrysalide, à savoir les deux petits replis bordant latéralement le labre et surtout les sept replis intersegmentaires, qui sont très profonds, mais sont dissimulés ventralement sous les fourreaux céphalo-thoraciques ; 2) les replis limités par deux de ces fourreaux ou par l'un d'eux et les téguments du corps. Le reste de l'abdomen (urites quatre à dix), soit près de la moitié de la longueur totale de la chrysalide, est dépourvu de ces replis profonds et compliqués, en raison de l'absence d'appendices et des caractéristiques différentes des zones articulaires intersegmentaires : celles qui séparent l'un de l'autre les segments abdominaux quatre à sept sont bien développées, mais elles demeurent normalement en majeure partie à l'air libre et ne s'invaginent qu'épisodiquement, au cours des contorsions de

la chrysalide ; celles qui séparent les segments sept à dix sont très réduites et ne peuvent pas ou guère s'invaginer.

Evolution de la jeune chrysalide.

Peu à peu ses téguments durcissent et prennent une coloration plus foncée. Sa région antérieure se modifie profondément. La capsule céphalique, le thorax, les quatre premiers segments abdominaux et les fourreaux céphalo-thoraciques se soudent en un bloc compact, dont les replis, dorénavant matérialisés en surface par des sutures, s'oblitérent, si bien qu'il devient impossible à un corps extérieur de s'y infiltrer. La région postérieure du corps, en revanche, se modifie peu. Les urites cinq et six restent mobiles, car les larges bandes articulaires qui bordent postérieurement ces urites et l'urite quatre conservent leur souplesse et leur capacité de se replier temporairement vers l'intérieur. Quant aux quatre segments de l'apex anal, ils se soudent entre eux, sans, toutefois, que s'invaginent les étroites bandes articulaires qui les séparaient ; ces bandes restent à l'air libre et deviennent aussi rigides que le reste des segments correspondants, dont elles ne se distinguent plus guère.

Cette transformation, ou consolidation, de la chrysalide s'effectue rapidement au laboratoire, puisque, à la température de 20 °C, elle est déjà très avancée 2 h après que la nymphe s'est dégagée de l'exuvie larvaire ; le phénomène est certainement plus lent dans la nature, en raison des températures relativement basses qui règnent dans le sol au printemps, époque où se nymphosent les Processionnaires. Quant au durcissement des téguments externes de la chrysalide, il est beaucoup plus long : à 20 °C, le processus demande au moins 1 semaine pour parvenir à son terme.

3.2. — *L'infestation apparente de l'hôte*

L'émergence de la chrysalide se fait en quelques minutes. L'exuvie larvaire est rejetée vers l'arrière et tassée contre le cocon. Si des planidijs sont présents dans celui-ci, ils ne peuvent tarder à entrer en contact avec la jeune chrysalide, en raison de ses contorsions et du fait qu'elle remplit presque complètement le cocon. Parvenu au contact d'une chrysalide venant d'émerger, le planidium ne tente jamais de l'infester de façon directe. Il se déplace à sa surface, rencontre bientôt l'un de ses nombreux replis tégumentaires, cherche alors à s'y insinuer et, s'il y parvient, disparaît à l'intérieur. Le planidium pénètre ainsi, soit dans l'un des replis qui sont à l'origine du futur endosquelette de la chrysalide, soit entre deux fourreaux céphalo-thoraciques, soit entre l'un de ces fourreaux et un segment du corps. Si les téguments de la chrysalide se sont alors déjà suffisamment raffermis, les deux lèvres du repli ne se rejuxtaposent pas complètement après le passage du parasite et la suture correspondante présentera une petite dépression allongée au niveau du lieu de pénétration apparente.

Le planidium, qui ne peut s'introduire dans les replis de son hôte que tant qu'il lui est possible de les entrouvrir, ne dispose pour ce faire que d'un temps très limité, tout au moins à la température du laboratoire : guère plus de deux heures. S'il ne parvient pas à s'introduire à temps dans l'un de ces replis, il continue à se déplacer en surface de la chrysalide, dont les téguments sont encore très mous. L'infestation sera alors de type direct, mais le planidium ne commencera à forer les téguments de son hôte qu'une vingtaine d'heures, au plus tôt, après la nymphose de ce dernier.

3.3. — Les lieux de pénétration apparente des planidiums

Les lésions infligées aux chrysalides par les planidiums infestants et les réactions de ces chrysalides à leur infestation permettent presque toujours, nous l'avons dit, de reconstituer *a posteriori* les modalités de l'infestation. C'est ainsi qu'il est possible, dans la plupart des cas, non seulement de connaître le nombre des planidiums qui ont infesté une chrysalide donnée et, parmi ceux-ci, le nombre de ceux qui ont utilisé le mode d'infestation différé, mais aussi, pour chacun de ces derniers, de localiser les lieux de ses pénétrations apparente puis effective et le parcours suivi entre l'un et l'autre dans les replis de la chrysalide. Voyons tout d'abord ce qu'il en est des lieux de pénétration apparente des planidiums infestant leur hôte dans les conditions naturelles.

TABLEAU 4

Infestation différée : lieux de pénétration apparente de huit cent dix planidiums ayant infesté des chrysalides de Processionnaire dans la nature ; fréquences absolues et relatives de leur utilisation par ces planidiums

Localisation des lieux de pénétration apparente (replis tégumentaires des chrysalides)	n	p. 100
Entre l'angle antérieur d'un œil et l'extrémité basale du bord ventral de l'antenne correspondante	223	27,5
Entre la capsule céphalique et la base de la trompe.....	160	19,7
Points de jonction capsule céphalique-pronotum-antennes.....	107	13,2
Bords latéraux du labre.....	12	1,5
Bords externes des ailes et des pattes postérieures.....	84	10,4
Entre deux appendices céphalo-thoraciques ou entre la capsule céphalique et la base des pattes antérieures.....	109	13,5
Entre la capsule céphalique et le pronotum, ou entre deux des tergites thoraciques, ou entre le métanotum et Abd. 1.....	100	12,3
Entre les tergites abdominaux 2 et 3 ou 3 et 4.....	14	1,7
Entre les sternites abdominaux 4 et 5.....	1	0,1

L'examen de chacune des chrysalides ⁽¹⁾ de plusieurs lots prélevés dans la nature a révélé que huit cent dix planidiums au total les avaient infestées de façon différée et a permis de localiser le lieu de pénétration apparente de chacun. Ces données, résumées sur le tableau 4, permettent de tirer les conclusions suivantes :

1) A de très rares exceptions près, aucun planidium ne pénètre dans son hôte au-delà de la limite (grandes flèches de la figure 1) représentée dorsalement par la suture séparant les segments abdominaux trois et quatre, et ventralement par les bords postérieurs des ptérothèques et des fourreaux des pattes postérieures. Ceci résulte évidemment de ce que, chez la très jeune chrysalide, la région ainsi délimitée caudalement est la seule à offrir des replis tégumentaires profonds. La seule exception à la règle énoncée est celle d'un planidium qui s'est introduit entre les sternites abdomi-

⁽¹⁾ Y compris celles qui, en apparence, n'étaient pas parasitées par le Bombyliide, car de telles chrysalides peuvent renfermer des planidiums morts avant ou pendant leur pénétration effective (voir plus loin) ou des planidiums morts au début de leur vie endoparasitaire (voir l'article suivant).

naux quatre et cinq. Sans doute s'explique-t-elle par le fait que la chrysalide en cause était recourbée ventralement lors de son infestation, posture entraînant l'invagination de la bande intersegmentaire séparant les deux sternites.

2) La pénétration apparente des planidiums peut s'effectuer au niveau de toutes les futures sutures de la région ainsi délimitée, à ceci près qu'il semble que le parasite ne puisse s'introduire ni entre les deux ptérothèques d'une même paire, ni dans le repli (apex exclus) séparant les tergites abdominaux un et deux. Il ne peut non plus s'introduire au niveau de la suture joignant l'angle antérieur à l'angle postéro-ventral de chaque œil, car cette suture est déjà en place chez la chrysalide venant d'émerger.

3) Trois secteurs de dimensions très restreintes se partagent à eux seuls 60 p. 100 des pénétrations apparentes, sans doute parce que celles-ci y sont particulièrement aisées et, peut-être aussi, que les effets de la consolidation de la chrysalide s'y font sentir plus tardivement. Ce sont (petites flèches de la figure 1) : les replis s'étendant de l'angle antérieur de chaque œil à l'extrémité basale du fourreau antennaire correspondant (le planidium se glisse alors sous le bord ventral de l'antenne) ; le repli séparant la capsule céphalique de la base des fourreaux de la trompe ; les deux points de jonction entre la capsule céphalique, le pronotum et les fourreaux antennaires (le planidium se glisse alors sous le bord dorsal de l'antenne). Au total, 41 p. 100 des planidiums s'introduisent sous la base d'une antenne, soit dorsalement, soit ventralement.

4) Les deux tiers des pénétrations apparentes se réalisent au niveau de la capsule céphalique ou à sa périphérie.

3.4. — *Le cheminement du planidium dans les replis tégumentaires de la chrysalide et les lieux de pénétration effective*

Les observations faites chez les chrysalides parasitées dans la nature et au laboratoire montrent, d'une part que l'ampleur du trajet parcouru par le planidium entre le lieu de sa pénétration apparente et son orifice de pénétration effective varie assez largement en fonction de l'emplacement du premier, d'autre part que le second est presque toujours situé au fond de l'un des replis, intersegmentaires ou labraux, de l'endosquelette nymphal. Selon que le planidium s'introduit au départ :

— directement dans un repli intersegmentaire ou labral : il en gagne le fond, puis le transperce ; le trajet parcouru est alors court et à peu près rectiligne (fig. 5) ;

— dans l'un des replis limités par la face ventrale de la capsule céphalique : il est presque automatiquement conduit au repli intersegmentaire séparant ventralement la tête du prothorax, et c'est ce repli qui sera transpercé ; le trajet est un peu plus long que précédemment, mais généralement encore assez direct ;

— entre l'un des segments abdominaux deux à quatre et l'un des fourreaux des ailes postérieures, ou bien entre le segment abdominal quatre et l'un des fourreaux des pattes postérieures : il longe les téguments du segment abdominal, atteint le repli intersegmentaire qui le sépare du segment précédent, ou parfois suivant, et le transperce ; le trajet peut être assez long, mais il est souvent presque rectiligne ;

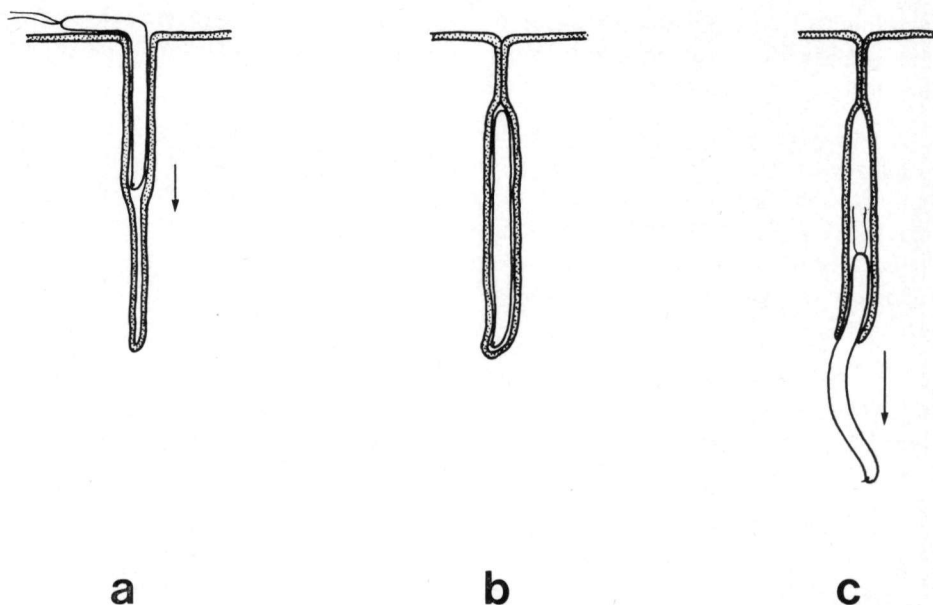


FIG. 5. — Infestation différée d'une chrysalide, cas où le planidium s'introduit dès le départ dans un repli intersegmentaire. a) Il se glisse dans le repli (« infestation apparente ») ; b) Il en atteint le fond, tandis que les bords de la future suture se rejuxtaposent ; c) Il en perce le fond et pénètre réellement dans son hôte (« infestation effective »).

— entre deux fourreaux céphalo-thoraciques : il ne transperce qu'exceptionnellement leurs parois, mais, le plus souvent, se faufile entre ces fourreaux, gagne les téguments de la face ventrale du thorax ou des premiers segments abdominaux, et les transperce, presque toujours, semble-t-il, après s'être introduit dans un repli intersegmentaire (fig. 6) ; le trajet est souvent très long, sinueux, difficile à suivre, et il peut être impossible, en raison de la complexité anatomique de la région en cause de la chrysalide, d'identifier avec certitude l'appartenance exacte des téguments perforés.

3.5. — L'infestation effective de la chrysalide

L'infestation de l'hôte implique, ici aussi, que le planidium en transperce au préalable les téguments, mais c'est toujours en un point totalement invisible de l'extérieur. Bien que l'observation du comportement de forage du planidium soit de ce fait impossible, il n'y a aucune raison de penser que les mécanismes mis en jeu ne soient pas les mêmes que lorsque l'infestation est directe. On verra par ailleurs, dans l'article suivant, que la présence et la configuration d'une formation particulière, l'« étui réactionnel », édifiée par la chrysalide autour du planidium dès le début de la phase fixée de celui-ci, prouvent, non seulement que la libération complète du planidium à l'intérieur de son hôte est précédée, ici aussi, d'une phase de repos, ou phase fixée, au cours de laquelle l'extrémité caudale du parasite reste engagée dans l'orifice de pénétration effective, mais aussi que le planidium s'introduit dans la chrysalide en s'enfonçant vers l'intérieur de celle-ci (fig. 5) et non en progressant le long de la face interne de ses téguments, comme c'est le cas lorsque l'infestation est directe.

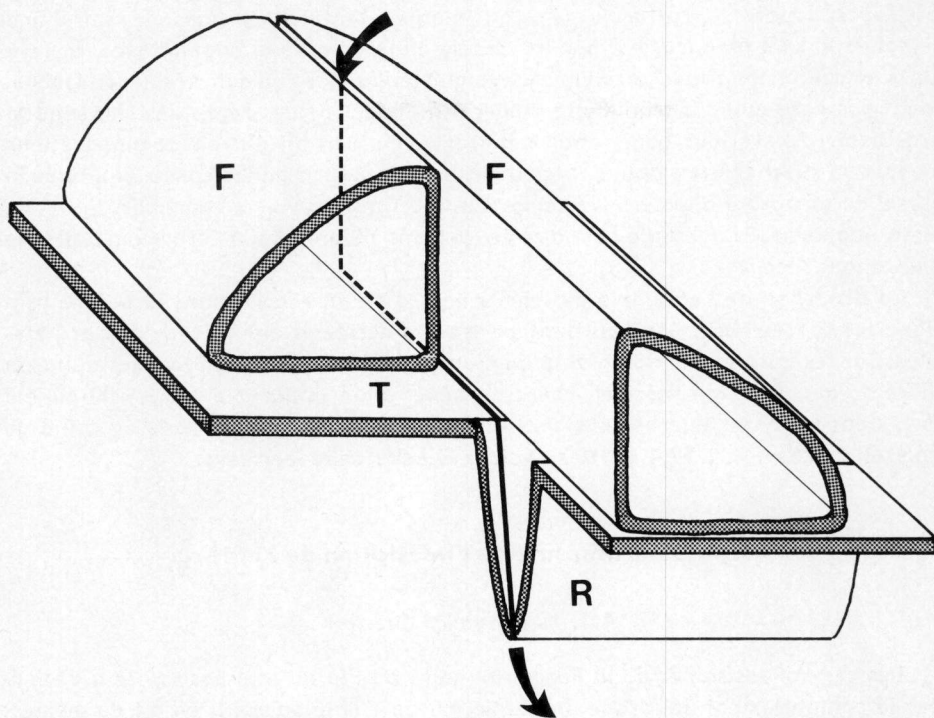


FIG. 6. — Infestation différée d'une chrysalide : représentation schématique du trajet parcouru par un planidium qui s'introduit au départ entre deux fourreaux céphalo-thoraciques (F.). Il gagne les téguments (T.) du corps de son hôte, les longe jusqu'à ce qu'il découvre un repli intersegmentaire (R.), pénètre dans ce repli et en transperce le fond.

3.6. — Durée du séjour du planidium dans les replis de la chrysalide

Le cheminement du planidium dans les replis de la chrysalide, puis l'exécution du forage, sont vraisemblablement effectués en peu de temps, quelques jours au maximum, sinon le parasite risquerait de se trouver emprisonné par suite de la consolidation de la chrysalide, ce qui arrive d'ailleurs vraisemblablement dans certains cas (voir chapitre suivant). La brièveté du séjour du planidium dans les replis de la chrysalide est confirmée par le fait que l'on obtient aisément l'infestation différée d'hôtes maintenus à la température de 30 °C, conditions dans lesquelles la consolidation de la jeune chrysalide est très rapide. L'opération de forage est d'ailleurs probablement plus brève, en moyenne, lorsque l'infestation est différée que lorsqu'elle est directe, car les parois à transpercer ne sont alors jamais aussi dures et épaisses que certains des téguments qui limitent extérieurement les chrysalides.

3.7. — Les facteurs de mortalité affectant les planidiums avant et pendant l'infestation

Certains planidiums se font peut-être écraser par les chenilles dans les cocons, mais la consistance molle de ce stade de l'hôte rend certainement très rare ce genre d'accidents. Il est également exceptionnel que des planidiums meurent en cours de

pénétration apparente, car ceux qui se glissent trop tardivement dans un repli d'une chrysalide et sont alors surpris par la consolidation de celle-ci avant d'avoir achevé leur pénétration apparente parviennent presque toujours à s'en extraire. En revanche, il n'est pas rare que des planidiums meurent à l'intérieur des replis des chrysalides, après avoir achevé leur pénétration apparente, mais avant d'avoir commencé leur pénétration effective, sans doute parce qu'ils ont été surpris par la consolidation de la chrysalide et se sont alors trouvés emprisonnés, sans pouvoir y remédier. Enfin, de même que lorsque l'infestation est directe, certains planidiums meurent en cours de pénétration effective.

La dissection de l'ensemble des chrysalides d'un lot récolté dans la nature renseigne sur la fréquence des trois derniers types d'accidents dans les conditions naturelles. Sur les quatre cent quatorze planidiums ayant infesté ces chrysalides de façon différée : aucun n'était mort en cours de pénétration apparente ; 6 p. 100 étaient morts dans les replis internes des chrysalides ; 1,6 p. 100 étaient morts en cours de pénétration effective ; 92,4 p. 100 avaient achevé cette dernière.

4. — Déterminisme de l'infestation de l'hôte

4.1. — Infestation directe

Les chrysalides saines de la Processionnaire du Pin ne sont pas seules à déclencher le comportement de forage du planidium de *Villa brunnea*. Il en est de même :

- des chrysalides de Processionnaire renfermant une larve mûre de l'Ichneumonide *Coelichneumon rudis* Fonsc., bien que les planidiums qui y pénètrent finissent par y périr d'inanition ;

- des chrysalides d'autres espèces de Lépidoptères, que celles-ci puissent être infestées avec succès par le Bombyliide au laboratoire (Noctuide *Mamestra brassicae* L.) ou que leur infestation conduise à un échec (Notodontide *Dicranura vinula* L., Sphingide *Proserpinus proserpina* Pallas) ;

- de certains matériaux inertes : des planidiums introduits dans une boîte en polystyrène ou dans une capsule en gélatine pure, matériau parfaitement neutre, cherchent fréquemment à en transpercer la paroi, même lorsqu'il s'agit d'objets neufs, n'ayant par conséquent jamais été au contact d'un hôte potentiel. Ils présentent alors un comportement de forage tout à fait typique et qui peut se prolonger durant un jour ou plus.

Il apparaît donc que les stimulus déclenchant le comportement de forage ne sont pas propres aux chrysalides de la Processionnaire du Pin, ni même à certains êtres vivants, mais que ce sont des qualités physiques banales, présentées également par divers matériaux inertes : pour déclencher un comportement de forage chez un planidium, il suffit, semble-t-il, qu'une surface soit rigide, assez dure et sans doute relativement lisse.

Ceci explique que les chenilles et prénymphe, dont les téguments sont mous et souples, ne déclenchent jamais le comportement de forage du planidium, et qu'il en aille de même pour les chrysalides venant d'émerger. Il y a peut-être là une assurance contre certains risques, car si le planidium transperçait les téguments trop mous

d'une chenille ou d'une très jeune chrysalide, il pourrait en résulter un tel jaillissement d'hémolymphe que le parasite, non seulement ne parviendrait pas à pénétrer dans son hôte, mais encore risquerait fort de se trouver englué dans l'hémolymphe coagulée de celui-ci. C'est en tout cas ce qui s'observe parfois, on l'a vu, lorsqu'un planidium tente d'infester une chrysalide aux téguments insuffisamment raffermis.

Quant au déterminisme de la pénétration du planidium à l'intérieur de la chrysalide, donc dans un milieu liquide, il est encore inconnu, mais relève peut-être en partie de la thigmotaxie accentuée de l'animal.

4.2. — *Infestation différée*

L'infestation apparente de la chrysalide, c'est-à-dire la pénétration du planidium dans l'un de ses replis tégumentaires, est une conséquence logique de la thigmotaxie du parasite, si bien que la morphologie particulière de la chrysalide venant d'émerger est sans doute seule à mettre en cause dans cette première phase de l'infestation. Les téguments forés lors de l'infestation effective, bien que plus minces et moins résistants en moyenne que les téguments externes, n'en sont pas moins relativement rigides. Les stimulus qui déclenchent le comportement de forage du planidium sont donc vraisemblablement les mêmes qu'en cas d'infestation directe de l'hôte, à ceci près qu'ils sont peut-être renforcés par le fait que le planidium se trouve étroitement enserré dans un repli. On observera que ce dernier facteur interdit au planidium de recourber sa région antérieure en « col de cygne » comme il le fait lorsqu'il fore les téguments externes d'une chrysalide. Il est dès lors probable qu'il ne peut, en règle générale, utiliser efficacement son appareil de forage (crochets mandibulaires + crête labrale) que lorsqu'il se heurte au fond d'un repli, ce qui expliquerait que les lieux de pénétration effective sont presque toujours situés au fond d'un repli endosquelettique.

5. — Incidence de quelques facteurs sur l'infestation de l'hôte

5.1. — *Age du planidium*

Un planidium déposé juste après son éclosion sur une chrysalide peut commencer à en forer les téguments (infestation directe) moins de 24 h plus tard et être âgé de moins de 48 h lorsqu'il y pénètre. Par ailleurs, si l'on dépose sur des chrysalides venant d'émerger des planidiums venant eux-mêmes d'éclore, ceux-ci s'introduisent immédiatement dans leurs replis tégumentaires et les infestent ensuite tout à fait normalement. La phase de recherche et de découverte d'un hôte, puis d'attente éventuelle de sa nymphose, bien que pouvant être très longue dans la nature, n'est donc absolument pas indispensable, et l'hôte peut être infesté avec succès par des planidiums très jeunes, n'ayant qu'à peine entamé leurs abondantes réserves vitellines.

5.2. — *Age de la chrysalide (infestation directe)*

Lorsqu'elles sont âgées de moins d'1 semaine environ ou qu'elles sont au contraire parvenues à moins d'une dizaine de jours de l'émergence des papillons, les chrysalides de la Processionnaire sont relativement inertes. En revanche, elles remuent fré-

quement au cours de la phase intermédiaire de leur évolution, ce qui gêne les planidiuims, parfois considérablement, les incite à abandonner les chrysalides et retarde le déclenchement de leur comportement de forage, tout en accroissant, on l'a vu, le risque qu'ils courent de se faire écraser. On peut ainsi citer l'expérience suivante, réalisée à la température de 20 °C avec des chrysalides extraites de leurs cocons : quatre-vingts planidiuims et deux cents planidiuims ont été mis respectivement en présence de chrysalides âgées, les unes de moins de 5 jours, les autres d'une quinzaine de jours ; 24 h plus tard, on observait un comportement de forage chez 39 p. 100 des premiers, mais chez seulement 6 p. 100 des seconds.

5.3. — *Température*

5.3.1. — *Infestation directe.*

Les tableaux 5 et 6 montrent l'incidence de la température sur la rapidité du déclenchement du comportement de forage des planidiuims. On a testé, d'une part quatre températures constantes : 15 °C, 20 °C, 26 °C et 30 °C, d'autre part une thermopériode dite « 12°-26 °C », à savoir : 7 h à 12 °C + 4 h 30 à 18 °C + 5 h 30 à 26 °C + 7 h à 18 °C, ce qui correspond à une température moyenne de 18 °C. Les cinq lots étaient constitués de chrysalides identiques, extraites de leurs cocons et âgées d'environ 2 semaines, sur chacune desquelles on a déposé quatre planidiuims âgés d'au maximum 12 h. Deux fois par jour, on a replacé sur les chrysalides ceux des planidiuims qui s'en étaient éloignés.

On constate que le déclenchement du comportement de forage est favorisé par les températures élevées. D'autres expériences du même genre, réalisées l'une à 35 °C, l'autre à 40 °C, ont montré que la première de ces deux températures donne des résultats très voisins de ceux observés à 30 °C, tandis qu'à 40 °C, tous les planidiuims sont morts rapidement (en 24 h environ), sans attaquer les chrysalides. La température constante la plus favorable au déclenchement du comportement de forage est donc d'environ 30 °C.

A la température de 15 °C, l'infestation directe est encore possible, mais les données des tableaux montrent que le comportement de forage est souvent long à se déclencher. A la température de 12 °C, le comportement de forage ne s'observe plus qu'exceptionnellement ; il peut alors arriver que le planidium commence à pénétrer dans la chrysalide, mais nous n'avons jamais obtenu de pénétrations complètes. L'infestation directe de chrysalides maintenues à température constante n'est donc possible que si celle-ci est au moins égale à une valeur d'environ + 13 °C.

Les résultats obtenus avec la thermopériode 12°-26 °C sont un peu meilleurs que ceux obtenus avec la température constante 20 °C. Lorsqu'on utilise des thermopériodes, et qu'on se rapproche ainsi des conditions naturelles, la température de 12 °C, même agissant durant plusieurs heures d'affilée, n'est donc plus un facteur limitant dès lors qu'elle se trouve suffisamment compensée par des températures plus élevées.

5.3.2. — *Infestation différée.*

La température de 12 °C ralentit considérablement la nymphose de la Processionnaire, mais ne l'empêche pas. A cette température, l'infestation apparente de l'hôte se déroule normalement, mais nous ne savons pas si elle est ou non suivie de son

TABLEAU 5

Incidence de la température sur l'évolution dans le temps du nombre total Σn des planidiuims ayant présenté un comportement de forage depuis leur mise en présence de chrysalides âgées d'environ 2 semaines (quatre planidiuims/chrysalide)

Temps écoulé depuis le début de l'expérience	15 °C		20 °C		26 °C		30 °C		12°-26 °C	
	Σn	p. 100	Σn	p. 100	Σn	p. 100	Σn	p. 100	Σn	p. 100
1 jour.....	0	0	33	7,5	63	31,5	90	45,0	27	13,5
2 jours.....	9	7,5	155	35,2	125	62,5	129	64,5	76	38,0
Nbre de planidiuims testés	120		440		200		200		200	

TABLEAU 6

Incidence de la température sur l'évolution dans le temps du nombre total Σn des chrysalides, âgées d'environ 2 semaines, ayant déclenché un comportement de forage depuis leur mise en présence de planidiuims (quatre planidiuims/chrysalide)

Temps écoulé depuis le début de l'expérience	15 °C		20 °C		26 °C		30 °C		12°-26 °C	
	Σn	p. 100	Σn	p. 100	Σn	p. 100	Σn	p. 100	Σn	p. 100
1 jour.....	0	0	30	27,3	35	70,0	43	86,0	20	40,0
2 jours.....	9	30,0	88	80,0	49	98,0	48	96,0	41	82,0
3 jours.....	16	53,3	99	90,0	49	98,0	49	98,0	50	100
4 jours.....	23	76,7	105	95,4	49	98,0	50	100		
5 jours.....	24	80,0	110	100	50	100				
6 jours.....	26	86,7								
7 jours.....	27	90,0								
8 jours.....	28	93,3								
9 jours.....	28	93,3								
10 jours.....	29	96,7								
12 jours.....	29	96,7								
13 jours.....	30	100								
Nbre de chrysalides des testées.....	30		110		50		50		50	

infestation effective. Le seuil thermique au-dessous duquel la nymphose de la *Procesionnaire* devient impossible se situe aux environs de $+ 8^{\circ}\text{C}$. Bien que l'on n'en ait pas la preuve expérimentale, il est très probable que la phase d'infestation apparente des chrysalides est encore possible à cette température.

6. — Conclusions

Le mode d'infestation de l'hôte chez les Bombyliides à mœurs endoparasitaires était à ce jour totalement inconnu, à ceci près que nous avons déjà évoqué très brièvement, dans certaines publications relatives à la biologie de *Villa brunnea*, la façon

dont le planidium de cette espèce pénètre dans son hôte lorsque l'infestation est de type direct. Il apparaît aujourd'hui que, si, chez ce parasite, l'infestation de l'hôte implique toujours le transperçement des téguments de la chrysalide par le planidium, ses modalités diffèrent profondément selon que la chrysalide attaquée vient juste d'émerger ou est plus âgée. Le mode d'infestation direct ne présente finalement rien de bien remarquable, si ce n'est le fait que le planidium est capable de transpercer à peu près n'importe quel point de la chrysalide. Le mode d'infestation différé est, en revanche, très original, à la fois par sa synchronisation étroite avec un stade très fugace de l'hôte et par le comportement du parasite, et nous n'en connaissons pas d'autres exemples chez les insectes entomophages.

La localisation de l'orifice de pénétration (effective) distingue nettement les deux modes d'infestation : alors que cet orifice est situé en surface de la chrysalide et se voit donc de l'extérieur lorsque l'infestation est de type direct, il est situé sur les téguments profonds de la chrysalide, presque toujours à l'extrémité d'un apodème, et ne peut donc être vu de l'extérieur lorsqu'elle est de type différé. Dans la plupart des cas, l'emplacement des orifices de pénétration effective reste visible après la pénétration des planidiums, d'autant que des réactions mélaniques s'observent généralement à leur niveau (voir article suivant). Dès lors que l'on dispose de l'ensemble des téguments externes et internes d'une chrysalide, on peut donc presque toujours localiser et dénombrer ces orifices, ce qui permet non seulement de déterminer le nombre des planidiums qui ont infesté cette chrysalide, mais aussi de distinguer sans la moindre ambiguïté ceux qui l'ont infestée de façon directe de ceux qui l'ont infestée de façon différée.

On sait que les œufs de *Villa brunnea* éclosent, les uns immédiatement, les autres au terme d'une diapause estivo-hivernale, induite par l'action combinée de la température et de la photopériode (Du Merle, 1969). Les modalités correspondantes de la rencontre de la Processionnaire du Pin par les planidiums ont été exposées dans le précédent article : alors que les planidiums issus d'œufs non diapausants éclosent en été et ne peuvent rencontrer que des chrysalides âgées, ceux qui proviennent d'œufs diapausants éclosent au printemps et peuvent rencontrer aussi bien des chrysalides âgées, en diapause depuis un an ou plus, que les chenilles mûres, prénymphes et jeunes chrysalides de la nouvelle génération de l'hôte. Il en résulte que l'infestation directe est la règle absolue pour les planidiums issus d'œufs non diapausants, tandis que les deux modes d'infestation s'observent chez ceux issus d'œufs diapausants. En fait, l'examen des orifices de pénétration effective chez des milliers de chrysalides infestées au printemps dans la nature a montré que les individus de la nouvelle génération de l'hôte sont presque toujours infestés de façon différée, information très intéressante, car elle prouve — nous en avons fait la remarque dans le précédent article — qu'ils sont encore presque toujours à l'état larvaire lorsqu'ils sont atteints par les planidiums. Comme, par ailleurs, les chrysalides en diapause sont généralement présentes en beaucoup plus petit nombre au printemps que les individus de la nouvelle génération de l'hôte, et que seule une faible fraction des œufs du Bombyliide échappe à la diapause, tout au moins dans les basses montagnes du sud de la France, c'est donc le mode d'infestation différé qui y est de loin le plus fréquent.

Chez les Bombyliides, l'endoparasitisme n'est actuellement connu que chez les deux genres *Villa* Lioy et *Poecilanthrax* O. S., d'ailleurs très proches sur le plan taxonomique. Nombre de leurs espèces se développent, comme *Villa brunnea*, en endo-

parasites de chrysalides de Lépidoptères (voir Du Merle, 1975), et il est vraisemblable que, chez ces espèces au moins, les modalités de l'infestation de l'hôte sont semblables à celles que nous venons de décrire. Certains auteurs, se basant sur le fait qu'ils avaient obtenu des chrysalides parasitées par diverses espèces de *Villa* ou de *Poecilanthrax* à partir de chenilles de *Noctuidae* récoltées dans la nature puis élevées au laboratoire, en ont déduit, explicitement ou implicitement, que ces chenilles étaient déjà infestées par les Bombyliides lors de leur récolte (Allen, 1921 ; Snow, 1925 ; Walkden, 1950 ; Brooks, 1952). Cette interprétation nous semble toutefois très douteuse et nous pensons plutôt que ce sont les jeunes chrysalides qui ont été infestées, sans doute de façon différée, dans tous les cas cités. Ceux-ci peuvent en effet s'expliquer aisément par une introduction accidentelle de stades libres (œufs ou planidiums) des Bombyliides en cause dans les élevages, par l'intermédiaire, soit des chenilles, qui pouvaient véhiculer des planidiums en phorésie (voir la description du comportement phorétique du planidium de *Villa brunnea* dans le précédent article), soit de la terre placée dans les cages et qui, si elle avait été prélevée dans la nature, pouvait recéler des œufs ou des planidiums. Il faut d'ailleurs observer à ce propos que, lorsqu'on élève des insectes susceptibles d'être parasités par des Bombyliides et qu'on introduit dans l'enceinte d'élevage de la terre provenant d'un biotope différent de celui où ont été récoltés les animaux élevés, on s'expose à susciter des rencontres d'espèces, et donc des cas de parasitisme, qui ne se réalisent jamais dans la nature, du fait d'un manque de coïncidence spatiale entre le parasite et son hôte potentiel.

Reçu pour publication en juillet 1979.

Summary

Biology of the planidium larva of Villa brunnea Beck., a bombyliid fly parasite of the pine processionary moth. II. Host infection.

The planidium larva of *Villa brunnea* only can infect its host after this has pupated. The host pupa may be infected in either a « direct » or a « delayed » way. In the first instance, the planidium bores a hole in any a point through the integument that externally bounds the host pupa, then enters this. The second infection mode, very frequent in the nature, occurs when the planidium is in contact with a just emerged pupa, the body segments and appendages of which are not yet fused together. In this case, the planidium first creeps into an intersegmentary fold or under a cephalothoracic sheath of the pupa (« apparent infection » of the host), then it perforates an internal tegumentary wall of the latter, and finally it really enters it (« effective infection » of the host). When in contact with certain inert materials, such as a polystyren ou gelatin surface, the planidium may alike attempt to perforate them. Thus, the boring behaviour of the planidium is started by some physical properties of the attacked surface. The planidium can begin to bore the integument of a pupa the very day of its hatching. Under uniform temperature, the direct mode of infection can no more occur beneath a threshold equal to about 13 °C.

Références bibliographiques

- ALLEN H. W., 1921. Notes on a Bombylid parasite and a polyhedral disease of the southern grass worm, *Laphygma frugiperda*. *J. econ. Entomol.*, **14**, 510-511.
 BOVIEN P., BOLWIG N., 1939. *Dexia rustica* F., oldenborrelarvens vigtigste snylteflue. *Tidsskr. Planteavl*, **43**, 801-818.
 BOVIEN P., BOLWIG N., 1940. Fortsatte takttagelser over *Dexia rustica* og dens biologi. *Tidsskr. Planteavl*, **44**, 499-503.

Implantation de la flore bactérienne dans le tube digestif de la truite arc-en-ciel.

Étude au microscope électronique à balayage

R. LESEL et J.-G. POINTEL *

*Laboratoire des Micro-organismes
Centre de Recherches hydrobiologiques, I.N.R.A.,
St-Pée-sur-Nivelle, 64310 Ascaïn*

** Station de Zoologie
Centre national de Recherches agronomiques, I.N.R.A.,
Route de St-Cyr,
78000 Versailles*

Résumé

Le microscope électronique à balayage (MEB) a été employé pour étudier l'implantation des bactéries dans les divers réservoirs digestifs de la truite arc-en-ciel. Simultanément l'importance de cette microflore a été estimée par les méthodes d'ensemencement de la microbiologie classique. Alors que la microflore inféodée aux parois paraît identique en nombre dans l'estomac et l'intestin, il n'est possible de l'observer au MEB que sur l'épithélium de l'intestin moyen, ainsi que sur celui des appendices pyloriques. Cette microflore est incluse dans la couche muqueuse mais reste toujours peu abondante comparée à celle observée chez la souris. La population de loin la plus importante est celle qui est mêlée au contenu des réservoirs (estomac, intestin). Trois types bactériens ont été observés au MEB qui ont une morphologie très voisine de celle observée par divers auteurs chez la souris. En aucun cas, il n'a été observé de bactéries fixées directement sur la paroi digestive.

1. — Introduction

Les études entreprises sur la microflore bactérienne dans le tube digestif des poissons semblent montrer que cette microflore ne présente ni l'abondance, ni la stabilité (Horsley, 1973 ; Trust et Sparrow, 1974) de celle qu'on peut noter chez les homéothermes. Ces caractéristiques font que l'activité physiologique de ces populations est contestée par de nombreux auteurs (Sedallian, 1968 ; Colin, 1972 ; Prejs et Blaszczyk, 1977). Diverses études au microscope électronique à balayage (MEB) réalisées en particulier sur la souris ont montré l'existence de groupements bactériens, soit occupant la couche muqueuse de l'épithélium digestif, soit directement fixés sur cet épithélium. Nous avons utilisé cette technique pour repérer d'éventuelles populations chez le poisson. Cependant, compte tenu des caractéristiques de cette microflore, nous avons été conduits à réaliser simultanément une étude de contrôle de niveau quantitatif de la microflore en utilisant les techniques de la microbiologie classique.

2. — Matériel et méthodes

2.1. — Matériel vivant

Les sujets utilisés sont des truitelles arc-en-ciel, *Salmo gairdneri* Richardson, de 15 cm de long environ, élevées en pisciculture (dix-neuf sujets) à 17 °C, ou vivant à l'état semi-sauvage (trois sujets) dans un ruisseau expérimental. Les truitelles destinées à l'étude microbiologique (douze sujets) proviennent du lot élevé en pisciculture. Leur alimentation est assurée par un granulé commercial sec. Les sujets semi-sauvages ne reçoivent pas d'alimentation artificielle, mais utilisent les proies vivantes qu'elles capturent dans l'eau.

2.2. — Préparation des échantillons pour le MEB

Nous avons utilisé la méthode décrite chez la souris par Savage et Blumershtine (1974) en la modifiant légèrement de façon à l'adapter aux caractéristiques physiologiques et anatomiques de la truite, espèce poecilotherme à tube digestif court.

Pour cela, les sujets sont sacrifiés dans une solution à 500 mg/l de tricaine méthanesulfonate (MS 222). Le tractus digestif est rapidement mis à jour et largement arrosé avec une solution glacée (2 °C) de fixateur (glutaraldéhyde à 2 p. 100 dans un tampon phosphate à pH 7,3). Il est alors enlevé et fractionné en cinq parties : estomac, appendices pyloriques, intestins antérieur, moyen, postérieur (schéma).

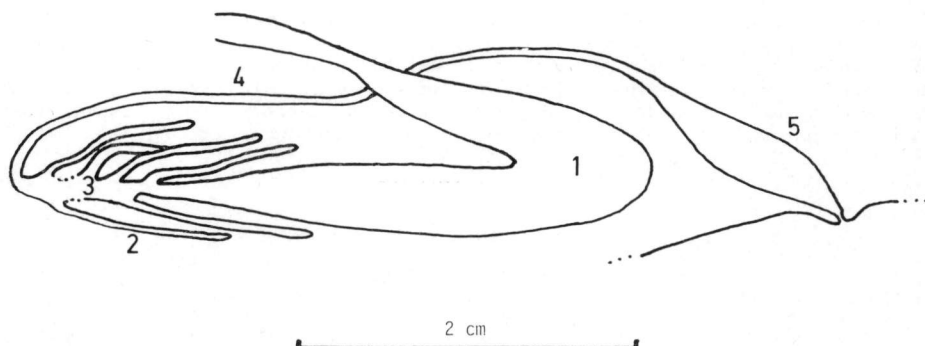


Schéma du tube digestif de la truite arc-en-ciel.

1. — Estomac.
2. — Appendices pyloriques.
3. — Intestin antérieur.
4. — Intestin moyen.
5. — Intestin postérieur.

Diagram of digestive tract in rainbow trout

1. — Stomach.
2. — Pyloric caeca.
3. — Anterior intestine.
4. — Mid intestine.
5. — Posterior intestine.

Au fur et à mesure de leur isolement, ces parties sont immergées dans le fixateur froid. Immédiatement après, les divers réservoirs digestifs sont fendus longitudinalement de façon à permettre une pénétration plus rapide du fixateur. Après plusieurs essais, nous avons renoncé à la technique d'injection de fixateur dans la lumière digestive : il est apparu en effet que la couche muqueuse se décolle de l'épithélium digestif, s'effrite et disparaît lors des manipulations ultérieures, en même temps que les bactéries qu'elle pourrait contenir.

Pour chaque poisson étudié, un à deux échantillons de $1/4 \text{ cm}^2$ environ sont prélevés dans chacune des parties signalées, soit un total de huit à dix échantillons par sujet. Chacun d'entre eux est traité ainsi que le décrivent Savage et Blumershteyn (1974) : fixation au glutaraldéhyde pendant 24 h, rinçage au tampon froid à pH 7,3, imprégnation au tétroxyde d'osmium à 2 p. 100 dans le tampon pendant 2 h et à nouveau rinçage. Chaque échantillon est alors déshydraté dans l'alcool éthylique absolu, infiltré avec de l'acétate d'amyle, séché dans un appareil à point critique, fixé sur des portoirs métalliques et reçoit enfin un revêtement de carbone puis d'or palladium. Les échantillons métallisés ont été examinés au microscope électronique à balayage modèle JSM-35. Les photographies ont été prises avec un film négatif à grain fin.

2.3. — Analyse microbiologique

Après sacrifice, le tractus digestif des sujets est prélevé aseptiquement et quatre parties sont isolées : l'estomac, l'intestin moyen, l'intestin postérieur et quelques appendices pyloriques pincés à leur insertion sur l'intestin antérieur ; chacune de ces parties est pesée. Puis successivement estomac et intestins sont fendus longitudinalement, leur contenu prélevé séparément en flaconnage stérile. L'intérieur de chacun est rincé avec 20 cm^3 de milieu de dilution stérile (Lesel, 1976) et tout le liquide est joint au contenu du réservoir digestif en cause. Les poids du contenu du réservoir digestif et celui du réservoir lui-même sont déterminés par pesée différentielle des flacons stériles avant et après introduction des prélèvements. Contenu et contenant sont alors broyés séparément, puisensemencés pour dénombrement de la microflore bactérienne sur milieu TVG 1P (Lesel, 1976). Une partie des appendices pyloriques est fendue et rincée puis broyée et ensemencée. Compte tenu de la finesse de ces appendices, leur contenu n'a pu être recueilli.

3. — Résultats

3.1. — Examens au MEB (Pl. I)

3.1.1. — Estomac (Fig. 1).

L'examen des échantillons prélevés sur les estomacs est caractérisé par l'absence totale de bactéries, tant dans la couche muqueuse que sur la paroi épithéliale.

3.1.2. — Appendices pyloriques (Fig. 2).

Nous avons pu noter la présence épisodique de bactéries qui n'ont été observées que sur les échantillons où le mucus a été conservé. Sur ces derniers, comme pour

l'estomac, de vastes zones muqueuses apparaissent vides de corps bactériens. Les bactéries sont des bacilles trapus aux extrémités arrondies paraissant constituer de courtes chaînes de deux ou trois corps bactériens.

3.1.3. — *Intestin antérieur* (Fig. 3).

Les échantillons provenant de la zone d'abouchement des appendices pyloriques sur l'intestin sont caractérisés par l'importance des formations muqueuses. Ces formations sont toujours apparues dépourvues de toute présence bactérienne. Il n'y a pas de bactéries non plus sur les échantillons débarrassés de mucus.

3.1.4. — *Intestin moyen* (Figs. 4 & 5).

La présence des bactéries n'a pu être observée que sur les prélèvements conservant la couverture muqueuse.

PLANCHE I

Fig. 1. *Sujet n° 5 : Estomac, zone glandulaire.* Aucune présence bactérienne n'est décelée dans les anfractuosités de la muqueuse gastrique (MEB $\times$ 2 800).

Trout n° 5 : Stomach, glandular part. No bacterial presence perceptible in cavities of the stomach mucous membrane (SEM $\times$ 2 800).

Fig. 2. *Sujet n° 11 : Appendice pylorique (caecum).* Incluses dans le mucus ici fractionné, on observe quelques rares bactéries. Il s'agit d'organismes en forme de bacilles aux extrémités arrondies et constituant de courtes chaînes de deux ou trois corps bactériens (MEB $\times$ 4 000).

Trout n° 11 : Pyloric appendage (caecum). In the mucus (here split up) some few bacteria are observed. They are bacilliform organisms, with round ends and making up short lines of two or three bacterial bodies (SEM $\times$ 4 000).

Fig. 3. *Sujet n° 11 : Intestin antérieur.* Il s'agit de la zone où aboutissent les appendices pyloriques ; on note l'importance des formations muqueuses dépourvues de toute présence bactérienne (MEB $\times$ 9 000).

Trout n° 11 : Anterior portion of intestine. This is the part in which pyloric appendages end ; it is worth noting the importance of mucous structures without any bacteria (SEM $\times$ 9 000).

Fig. 4. *Sujet n° 17 : Intestin moyen.* Mêlées aux débris de mucus, on observe deux types de bactéries : — les unes sont longues, rectilignes, à extrémités sub-effilées ; — les autres ont un aspect ondulé spiralé et des extrémités pointues (MEB $\times$ 9 000).

Trout n° 17 : Middle portion of intestine. Mixed with mucus debris, two kinds of bacteria can be observed : — some are long, rectilinear, with very slim extremities ; — others are undulated, spiraled, with sharp-pointed extremities.

Fig. 5. *Sujet n° 17 : Intestin moyen.* Même échantillon que sur la photo 4. Les organismes spiralés paraissent être les seuls représentants bactériens présents. Ils sont dans leur majorité associés au mucus ; deux ou trois d'entre eux sont directement en contact avec la bordure en brosse de l'épithélium pavimenteux. Il n'est pas possible de dire s'il s'agit d'une véritable fixation sur la paroi cellulaire (MEB $\times$ 13 200).

Trout n° 17 : Middle portion of intestine. Same sample as on pict. 4. Spiraled organisms seem to be the only present bacterial bodies. Most of them are associated with mucus ; two of them are directly in contact with the brush-border of epithelium. It is not possible to tell whether it is a real fixation on the cellular wall (SEM $\times$ 13 200).

Fig. 1

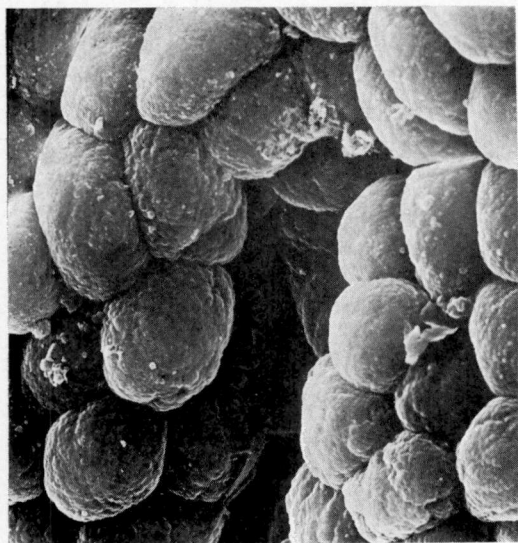


Fig. 2

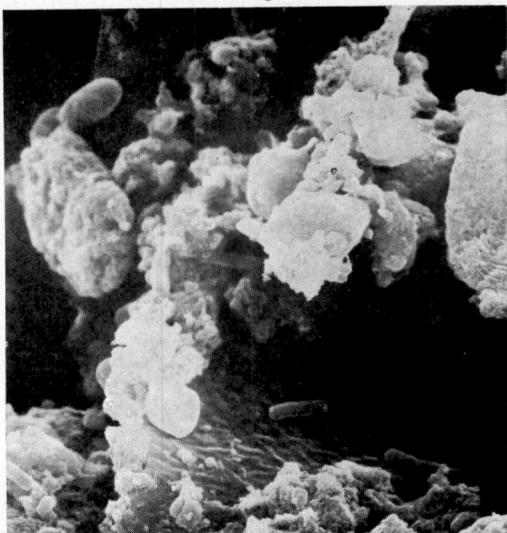


Fig. 3

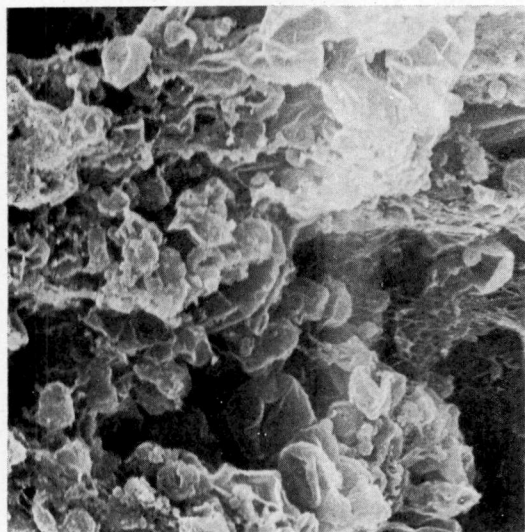


Fig. 4

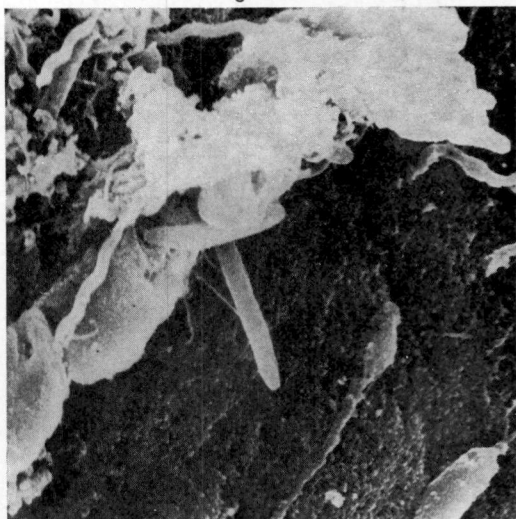
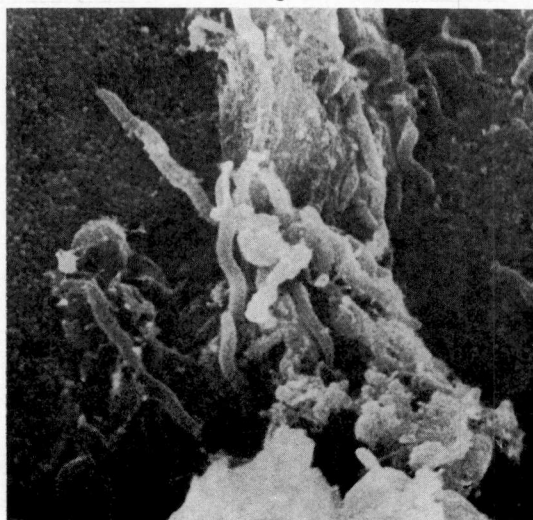


Fig. 5



Mêlés aux débris de mucus, on observe trois types de bactéries :

- le premier, une seule fois noté, ressemble aux bactéries observées dans les appendices pyloriques ;
- le second type groupe des bacilles droits, longs, fusiformes ;
- le troisième type, de beaucoup le plus important, comprend des bactéries ayant un aspect ondulé, voire spiralé, et des extrémités effilées. Ils sont, dans la majorité des cas, associés au mucus ; quelques-uns d'entre eux sont directement en contact avec la bordure en brosse de l'épithélium pavimenteux. Les observations ne permettent pas de dire s'il s'agit d'un artefact de préparation ou d'une véritable fixation sur la paroi cellulaire intestinale.

3.1.5. — *Intestin postérieur.*

Aucune des préparations, avec ou sans mucus, n'a permis la mise en évidence de bactéries. Une formation en forme de diplococcus a été observée isolée sur la face épithéliale, directement en contact avec la bordure en brosse de l'épithélium pavimenteux. On ne peut affirmer qu'il s'agit de corps bactérien et, dans l'affirmative, que cette présence n'est pas erratique.

3.2. — *Examen bactériologique*

La microflore bactérienne est exprimée par gramme d'échantillon étudié : réservoirs digestifs vides et contenus de réservoirs. Les résultats (tabl. 1) montrent la constance de la microflore inféodée aux parois digestives. Seule la paroi de l'intestin moyen paraît héberger une population un peu plus importante sans que, pour autant, les différences avec les autres réservoirs soient nettement significatives.

TABLEAU 1

Microflore bactérienne dans le tube digestif des truitelles.

Les résultats sont exprimés par le logarithme décimal de la microflore dénombrée.

Bacterial microflora in the digestive tract of trout.

Results are expressed by the decimal logarithm of counted microflora.

	Estomac		Appendices pyloriques	Intestin moyen		Intestin postérieur	
	Parois	Contenu		Parois	Contenu	Parois	Contenu
Microflore bactérienne/g d'échantillon.	4,50	6,70	4,34	5,23	6,44	4,57	6,77
Ecart-type	1,22	1,10	1,43	0,35	0,30	0,22	0,26

La microflore inféodée aux contenus de ces réservoirs ne varie guère de façon plus nette. Dans l'intestin, à l'inverse de ce qui s'observe sur les parois, la microflore bactérienne est plus élevée dans le contenu de l'intestin postérieur que dans celui de l'intestin moyen. A l'exception des appendices pyloriques pour lesquels nous n'avons pu la dénombrer sélectivement, la microflore du contenu est toujours plus élevée que celle des parois : cent fois pour l'estomac et l'intestin postérieur, dix fois pour l'intestin moyen.

D'une truite à l'autre, les variations quantitatives de la microflore sont considérables (quarante mille fois plus grandes dans l'estomac chez le sujet 3 que chez le sujet 7). Ces fluctuations numériques individuelles de la microflore s'observent dans tous les réservoirs et s'effectuent dans le même sens chez un sujet déterminé. En d'autres termes, une truite ayant, par exemple, une population bactérienne faible dans l'estomac, présentera une population bactérienne faible dans toutes les parties du tube digestif.

Excepté dans les appendices pyloriques où elle est plus faible d'une puissance de dix, la microflore totale par gramme de tube digestif complet (contenu + contenant) est pratiquement constante.

4. — Discussion

L'ensemble des observations au MEB est surtout caractérisé par l'absence de bactéries. Pratiquement la présence de corps bactériens n'a pu être signalée que dans les caecums et dans l'intestin moyen. Divers auteurs (Savage et Blumersine, 1974, Abrams *et al.*, 1976) ont montré que, chez la souris holoxénique, la couche muqueuse revêtant l'épithélium est envahie par d'abondantes populations bactériennes constituant un véritable feutrage vivant. Les observations faites dans l'estomac (Pl. 1.1), montrant une surface vide de tout corps bactérien chez les truites holoxéniques, rappellent celles réalisées par Abrams *et al.* (1976) chez des souris axéniques. Les échantillons d'intestins antérieur et postérieur donnent des résultats identiques. Lorsque des corps bactériens sont observés, leur densité numérique est faible et comparable à ce que Abrams *et al.* (1976) qualifient de « dispersé ». Ce phénomène doit être rapproché des résultats de dénombrement de la microflore bactérienne dans le tube digestif des salmonidés. Les observations de divers auteurs (Horsley, 1973 ; Trust et Sparrow, 1974 ; Lesel, 1976) montrent que la microflore digestive des salmonidés atteint au maximum 10^8 bactéries par gramme de tube digestif. Nous avons observé au cours de cette expérimentation que la microflore digestive individuelle de la truite arc-en-ciel est au maximum de 10^8 bactéries dans l'estomac, 10^6 dans les appendices pyloriques, 10^8 dans l'intestin moyen et l'intestin postérieur. Ces résultats sont, pour les plus élevés, simplement équivalents aux valeurs les plus faibles observées chez les homéothermes. On conçoit aisément que, dans des conditions identiques d'examen au MEB, la densité de la microflore digestive soit au moins cent fois plus faible chez la truite que chez la souris, ce que nous avons vérifié en préparant simultanément un tube digestif de souris et un tube digestif de truite.

Il est assez étonnant d'avoir pu observer des bactéries dans les appendices pyloriques et non dans l'estomac et l'intestin postérieur, alors que les dénombrements sur milieu de culture montrent une microflore plus abondante sur les parois de ces réservoirs. En fait, au moment de la préparation des prélèvements, le contenu stomacal est très aisément éliminé et la fixation au glutaraldéhyde entraîne un clivage net entre le contenu alimentaire et la paroi recouverte de sa couche muqueuse ; au moment du prélèvement des échantillons sur les pièces anatomiques, tout ce qui est aliment est éliminé lors des manipulations et en particulier des rinçages. Dans l'intestin, le contenu est plus fluide mais on observe quand même des conditions analogues bien que moins nettes. Dans les appendices pyloriques, le contenu est très fluide et se répand dès la première incision. Pratiquement donc, l'examen au MEB ne permet de repérer que

des populations bactériennes se trouvant dans la couche muqueuse. La répartition de la microflore dans le mucus stomacal et intestinal doit être hétérogène et localisée en des sites précis mais non repérés dans notre étude, puisqu'une recherche systématique au MEB sur vingt-cinq échantillons par fraction de tube digestif n'a permis d'observer des bactéries que sur deux prélèvements d'appendices pyloriques et trois prélèvements d'intestin moyen. Encore faut-il noter que les échantillons ayant permis une recherche positive proviennent tous de deux truites n° 11 et n° 17 sur les vingt-deux examinées. Il est possible que, lors de la fixation des pièces, la partie superficielle du mucus soit décapée, entraînant de ce fait la disparition des corps bactériens. Compte tenu des fluctuations considérables, d'un sujet à l'autre, du niveau quantitatif de la microflore, il est probable que les observations faites l'ont été sur un sujet présentant une population bactérienne plus importante que la moyenne. Dans l'intestin, ces observations ont été faites sur la paroi de l'intestin moyen qui héberge une microflore plus abondante que le reste du tube digestif. Dans les appendices pyloriques, malgré une population numériquement plus faible, les observations indiquent peut-être une répartition de cette microflore plus homogène que dans les autres parties du tractus gastro-intestinal.

Morphologiquement, ni les bactéries spirales, ni les bacilles fusiformes n'ont été observés lors des examens à l'état frais sur les contenus digestifs. De même, ils n'ont jamais été retrouvés parmi les colonies bactériennes développées sur les milieux de dénombrement. Inversement, aucune des bactéries observées après développement sur milieu gélosé et constituant la microflore dominante dénombrée des truitelles n'a pu être retrouvée sur les préparations pour le MEB.

On peut penser que ces différences de morphologie sont, au moins pour une part, imputables aux caractéristiques écologiques du milieu intestinal. Ces bactéries vivent en effet dans une épaisse couche de mucus pariétal soumis à de sévères conditions de développement (pH, enzymes digestifs, sels biliaires). Ce fait, s'il était confirmé, expliquerait partiellement l'étonnante similarité des images obtenues sur la truite d'une part, chez la souris d'autre part (Savage et Blumershteyn, 1974 ; Abrams *et al.*, 1976).

Les images obtenues au MEB ne permettent pas de préciser si la microflore bactérienne observée est permanente. En effet, aucune bactérie fixée sur la paroi n'a été observée. Le petit nombre de bactéries peuplant le milieu digestif peut-il constituer une barrière sélective contre les bactéries provenant du milieu aquatique ? Cette fonction est connue chez les homéothermes ; absente chez la truite, elle expliquerait l'étroite dépendance existant entre microflore du milieu et microflore digestive des poissons signalée par nombre d'auteurs (Liston, 1956 et 1957 ; Potter et Baker, 1961 ; Smith, 1965 ; Horsley, 1977).

Si on admet que peuvent être considérées comme autochtones chez les truites les bactéries qui, à défaut d'être directement fixées sur la paroi, sont fortement inféodées au mucus pariétal, alors seuls les appendices pyloriques et l'intestin moyen autorisent une relation directe hôte-bactéries. Dans ces conditions, les bactéries pourraient peut-être manifester une activité fonctionnelle précise. Il paraît important de poursuivre les investigations ; une meilleure connaissance de cette relation permettrait éventuellement de préciser la fonction de cette microflore dans le tractus digestif du poisson.

Reçu pour publication en juillet 1979.

Summary

Settlement of bacterial flora in the digestive tract of rainbow trout. Scanning electron microscope study

The scanning electron microscope (SEM) was utilized to study the bacteria settlement in the various digestive organs of the rainbow trout. At the same time the seeding methods of classical microbiology were used to estimate microflora size. While the microflora present in stomach and intestine coatings seems identical in number in both organs, with the SEM it is only possible to observe it on the epithelium of middle intestine, as well as on that of pyloric caeca. This microflora is included in the mucous layer but is always scarce when compared to that observed in mouse. By far the more abundant population is that which is mixed to the stomach and intestine contents. Three kinds of bacteria have been observed, which have a morphology quite alike to that studied in mouse by various authors. Habitat characteristics are may be at the origin of this identical appearance. Bacteria directly fixed to the digestive coating have not been observed in any case ; this fact might explain the instability of digestive microflora in fish, as well as its dependence towards the microflora of the environment.

Références bibliographiques

- ABRAMS G. D., RAIBAUD P., DUCLUZEAU R., 1976. Microbial populations associated with the gastrointestinal mucosa of mice. *Lab. Invest.*, **34**, 3 (Abstract).
- COLIN D. A., 1972. Relations entre la nature de l'alimentation et l'importance de l'activité chitino-lytique du tube digestif de quelques Téléostéens marins. *C. R. Séanc. Soc. Biol.*, **166**, 1, 95.
- HORSLEY R. W., 1973. The bacterial flora of the Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in relation to its environment. *J. appl. Bact.*, **36**, 377-386.
- HORSLEY W., 1977. A review of the bacterial flora of Teleosts and Elasmobranchs, including methods for its analysis. *J. Fish Biol.*, **10**, 529-533.
- LESEL M., 1976. Etude de la microflore du tube digestif d'un salmonidé d'élevage. Mise au point technique. *Dip. Et. Sup. Sci. Nat.*, Univ. Bordeaux I, 74 p.
- LISTON J., 1956. Quantitative variations in the bacterial flora of flatfish. *J. gen. Microbiol.*, **15**, 305-314.
- LISTON J., 1957. The occurrence and distribution of bacterial types on flatfish. *J. gen. Microbiol.*, **16**, 205-216.
- POTTER F. P., BAKER G. E., 1961. The role of fish as conveyers of microorganisms in aquatic environments. *Can. J. Microbiol.*, **7**, 595-605.
- PREJS A., BLASZCZYK M., 1977. Relationships between food and cellulase activity in freshwater fishes. *J. Fish Biol.*, **11**, 447-452.
- SAVAGE D. C., BLUMERSHINE P. V. H., 1974. Surface-surface associations in microbial communities populating epithelial habitats in the murine gastro-intestinal ecosystem : scanning electron microscopy. *Infect. Immun.*, **10**, 1, 240-250.
- SEDALLIAN A., 1968. Recherche de germes chitinolytiques dans le tube digestif d'un sélacien (*Scyliorhinus canicula*) *C. R. Séanc. Soc. Biol.*, **4**, 949.
- SMITH H. W., 1965. Observations of the flora of the alimentary tract of animals and factors affecting its composition. *J. Path. Bact.*, **89**, 95-122.
- TRUST T. J., SPARROW R. A. H., 1974. The bacterial flora in the alimentary tract of freshwater salmonids fishes. *Can. J. Microbiol.*, **20**, 1219-1228.

Introduction en France du charançon de l'Eucalyptus, *Gonipterus scutellatus* Gyll. (Col., Curculionidae)

J. M. RABASSE * et Hélène PERRIN **

* Station de Zoologie et de Lutte biologique
Centre de Recherche d'Antibes, I.N.R.A.,
37, boulevard du Cap,
06602 Antibes

** Laboratoire d'Entomologie du Muséum National d'Histoire Naturelle
45 bis, rue de Buffon,
75005 Paris

Résumé

Gonipterus scutellatus Gyll., défoliateur de l'Eucalyptus a été introduit dans un foyer situé sur la frontière franco-italienne, le long de la côte de la Méditerranée à Menton et Ventimiglia. Cet insecte avait provoqué des dégâts catastrophiques dans le Sud de l'Afrique il y a une cinquantaine d'années, avant qu'une lutte biologique ne limite ses dégâts de manière spectaculaire.

Le genre *Eucalyptus* est d'origine australienne ; il comporte plus de cinq cents espèces. Ses caractéristiques originales : croissance rapide, plasticité écologique, ont incité les forestiers à l'introduire — depuis 1860 — dans de nombreuses régions du monde. Dans le Bassin Méditerranéen, il ne couvre que 200 000 ha, principalement en Espagne, au Portugal et au Maroc, mais les possibilités de reboisement sont très importantes (Metro, 1954 ; Penfold et Willis, 1961). Bien entendu, les introductions se sont faites par graines. Contrairement à ce que l'on observe en Australie, l'Eucalyptus n'était donc attaqué par aucun phytophage grave dans son aire d'extension récente.

C'est tout d'abord un Cerambycide xylophage : *Phoracantha semipunctata* Fab. qui a été exporté d'Australie, vraisemblablement dans du bois. Après avoir atteint l'Afrique du Sud et l'Amérique du Sud, il arrivait en Israël peu avant 1945 (Bytinski-Salz et Neumark, 1953) et, de là, se répandait sur le pourtour de la Méditerranée. Introduit sans ses ennemis naturels, il commettait parfois des dégâts catastrophiques, en Tunisie par exemple (Biliotti et Schoenenberger, 1962 ; Charraras, 1969). Cet insecte était le seul ravageur important de l'Eucalyptus dans le Bassin Méditerranéen, jusqu'à la mise en évidence du Charançon, *Gonipterus scutellatus* Gyll.

1. — Présence de *G. scutellatus* sur la Riviera française et italienne

La Riviera française et italienne est une étroite bande côtière, qui s'étend d'Ouest en Est et dont les caractéristiques climatiques sont très particulières (étages du Caroubier et du Pin d'Alep des cartes de la végétation). Des Eucalyptus y ont été plantés il y a une centaine d'années ; ce sont de grands arbres disséminés dans des parcs ; les espèces les plus courantes sont *E. camaldulensis*, *E. globulus* et *E. viminalis*. Cette région est bordée au Nord par les contreforts des Alpes, dont le climat est impropre à ces espèces.

Début juillet 1978, des larves de *G. scutellatus* ont été observées sur *E. globulus* à Menton ; fin juillet, les larves avaient disparu. Début octobre, des adultes et des larves âgées étaient récoltés en abondance sur les arbres. L'insecte présente au moins deux générations par an dans ce biotope. Les jeunes pousses du sommet des arbres attaqués sont totalement défeuillées, ce qui leur donne une allure caractéristique. Début janvier 1979, nous pouvions évaluer, d'après l'observation des dégâts, l'extension de la zone attaquée. Vers l'Ouest, le foyer ne dépassait pas la ville de Menton, où l'introduction remonte vraisemblablement à 1977. A l'Est, des dégâts plus forts et probablement plus anciens ont été observés à Ventimiglia (Italie). L'attaque semble ensuite diminuer et disparaître ; cependant, nous n'avons pas poursuivi nos observations au delà d'Imperia, c'est-à-dire à environ 50 km de la frontière. Dans toute la zone attaquée, c'est actuellement *E. globulus*, qui semble le plus atteint. Nous devons apprendre par la suite que Sampo (1976) avait déjà trouvé cet insecte en juillet 1976 en « Ligurie », sans précision de localité ; il n'est donc pas impossible que l'introduction originelle ait eu lieu ailleurs qu'à Ventimiglia.

2. — Reconnaissance et identification

Le genre *Gonipterus* Schönherr, appartenant à la sous-famille des *Gonipterinae*, est un genre australien. Décrit en 1833 sur les espèces *lepidotus*, *scutellatus* et *suturalis* (Gyllenhal in Schönherr, 1833), il s'enrichit peu après, grâce au « Voyage de l'Astrolabe » de *gibberus* et *notographus* (Boisduval, 1835). D'autres espèces ont été décrites depuis : on en connaît actuellement vingt-sept, dont une seule *Gonipterus platensis* (Marelli), de La Plata (Argentine) semble n'avoir jamais été capturée dans la région australienne. Cette espèce fut à l'origine de grandes controverses entre les spécialistes de la famille des *Curculionidae* dans les années 1925-1928 (Marelli, 1928). Aujourd'hui encore, la question de l'origine de *G. platensis* (Marelli) reste posée : s'agit-il d'une introduction (mais on ne connaît pas cette espèce en dehors de l'Argentine), ou d'une mutation de *G. gibberus* Boisduval, espèce décrite de « Nouvelle Hollande », qui s'est répandue dans plusieurs pays de l'Amérique du Sud.

Plusieurs espèces de *Gonipterus* s'attaquent aux Eucalyptus. *G. scutellatus* Gyllenhal, qui vient d'être trouvé dans le Midi de la France, a les caractères suivants (fig. 1) :

Elliptique, brun-noir, recouvert de petites squamules de teinte grisâtre ne masquant pas le tégument.

FIG. 1. — *G. scutellatus* Gyll. Adulte.

Tête transverse, rostre court à côtés parallèles, yeux un peu saillants, le diamètre de l'œil deux fois plus grand que la longueur de la tempe, avec une fossette interoculaire ; antennes avec scape court, élargi en massue à partir du milieu, le funicule de sept articles avec le premier court et large, le deuxième deux fois plus long que le premier, les suivants graduellement plus courts, la massue ovale.

Thorax un peu rugueux, aplati dans sa partie médiane qui est couverte de squamules blanches, cette bande blanche se prolongeant à la base des élytres et sur l'écusson, où les squamules sont plus denses.

Elytres deux fois plus larges que le prothorax à la base, et recouvrant celui-ci par deux expansions arrondies ; zone plus foncée peu contrastée, en forme de croix de Saint André ; le troisième interstrie avec une gibbosité en arrière de l'écusson, les interstries quatre et cinq plus faiblement relevés ; épaules très marquées ; tubercules latéraux en arrière des épaules sur l'avant-dernier interstrie ; élytres arrondis ensemble à l'apex.

Pattes avec les tibias dentés sur leur tranche interne.

Longueur 6,8 à 8 mm (rostre exclu).

3. — Éléments de biologie

G. scutellatus Gyllenhal, très prolifique peut donner, à l'Île Maurice, jusqu'à quatre générations par an (selon Moutia). Les adultes s'accouplent 4 à 9 jours après

l'émergence. Les femelles pondent au bout de 13 à 21 jours des groupes d'œufs, réunis dans une enveloppe protectrice composée principalement d'excréments. Cette « capsule » adhère aux feuilles d'Eucalyptus. Chaque femelle peut pondre de vingt à trente capsules comprenant huit à dix œufs, pendant les trois mois de sa vie adulte. Les œufs éclosent au bout de 2 à 3 semaines ; les larves émergent de la capsule en se frayant un chemin dans la feuille sur laquelle est collée la capsule. Les larves (fig. 2) sont très voraces et, en dévorant le limbe des feuilles, elles provoquent le dessèchement des rameaux (fig. 3). Elles se nymphosent dans le sol en faisant une coque à quelques centimètres de la surface. Au bout d'un mois, les adultes sortent. Le cycle complet peut durer de 8 à 12 semaines selon la saison.

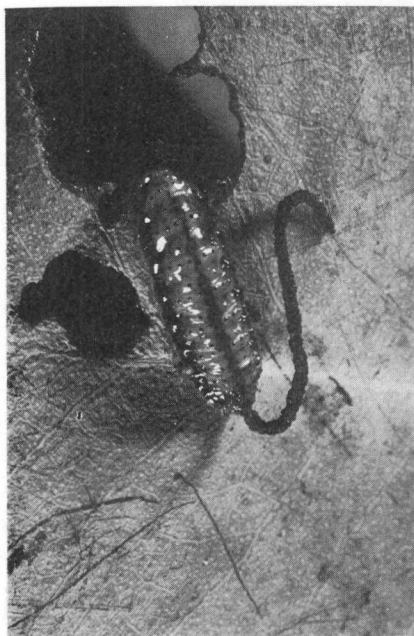


FIG. 2. — *G. scutellatus* Gyll. Larve.
Remarquer le cordon formé
par les excréments à la partie postérieure.



FIG. 3. — *G. scutellatus* Gyll.
Dégât des larves :
limbe décapé, perforé ou émarginé.

4. — Extension de l'aire de répartition du charançon

La distribution actuelle de *G. scutellatus* est schématisée par une carte du Commonwealth Institute of Entomology (1975). Il n'est pas sans intérêt de rappeler les grandes lignes de l'extension de l'aire de distribution de ce ravageur.

— L'aire d'origine du charançon est la partie Sud-Est de l'Australie, d'où l'Eucalyptus est également originaire. En 1916, il est trouvé pour la première fois en dehors de cette aire à Capetown (Afrique du Sud) ; il semble qu'il y ait été introduit bien avant cette date à partir de Tasmanie. En 1923, le charançon n'a pas de parasite et il provoque des dégâts graves pouvant tuer les arbres (Mally, 1924). En 1925, l'espèce

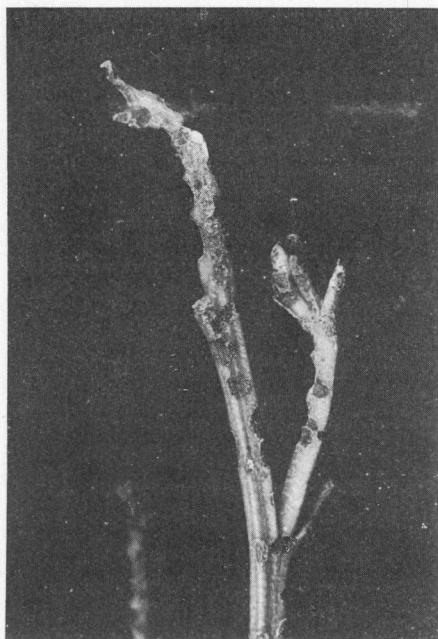


FIG. 4. — *G. scutellatus* Gyll.
Morsures des adultes sur de jeunes pousses.

apparaît dans l'Est de la Province du Cap, continue à faire de graves dégâts au Transvaal et se généralise au Natal (Legat, 1926). Pendant l'été 1926-1927, un Mymaride parasite d'œufs est introduit d'Australie : *Patasson (Anaphoidea) nitens* Gir. (Anon., 1927 et 1928). Cent mille de ces parasites sont produits et lâchés dans les zones attaquées et, en 1929, il s'est implanté partout où son hôte est présent. Deux ans après son introduction, l'effet est spectaculaire (Tooke, 1929) et les dégâts sont remarquablement réduits (Mossop, 1929).

— En 1938, *G. scutellatus* et son parasite sont signalés à Maputo (ex. Lourenço Marques, Mozambique) (Anon., 1939). En 1938, le Charançon est abondant ainsi que son parasite dans le Sud du Malawi (Smee, 1937) ; en 1940, il est signalé dans le Sud-Ouest de la Rhodésie et on suppose qu'il a traversé ce pays pour atteindre le Malawi (Anon., 1940). Fin 1944, il a gagné le Kenya et l'Est de l'Ouganda ; on pense que l'introduction s'est faite par air à Kisumu au Kenya, depuis l'Afrique du Sud. L'année suivante, *P. (A.) nitens* est introduit d'Afrique du Sud, multiplié et implanté (Kevan, 1946). En 1975, les auteurs de la carte de répartition du C.I.E. considèrent ce foyer comme toujours isolé des précédents.

Ainsi, en une trentaine d'années, *G. scutellatus* a traversé la moitié du continent africain du Cap de Bonne-Espérance au Lac Victoria, à une vitesse de l'ordre de 100 km/an.

— En 1926, on constate que *G. scutellatus* est devenu un déprédateur très important de l'Eucalyptus en Nouvelle-Zélande et, l'année suivante, son parasite spécifique

est également introduit d'Australie (Miller, 1927, 1928 ; Clark, 1931 ; Tillyard, 1931). Le charançon est observé en 1940 dans l'île Maurice ; en 1944, il a envahi toute l'île et, après de sérieuses vérifications, on constate l'absence de son parasite (Moutia et Vinson, 1945). En 1946, *P. (A.) nitens* est introduit de Nairobi, multiplié et lâché (Moutia, 1946, 1947) ; par suite de son action, les pullulations du phytophage ne sont plus que sporadiques et localisées (Williams, Moutia et Hermelin, 1951). La même chose se répète à Madagascar : première observation dans l'Est de l'île en 1948, introduction du parasite l'année même depuis l'île Maurice (Frappa, 1950), extension du charançon avec son parasite (Frappa, 1955), limitation efficace (Appert, Betbeder-Matibet et Ranaivosoa, 1969).

Ainsi, en un demi-siècle, il y a eu au moins six introductions de cet insecte à distance (en comptant le Kenya et l'île de Ste-Hélène), qui ont impliqué un transport par bateau ou, plus vraisemblablement par avion. *G. scutellatus* a donc prouvé son aptitude aussi bien à se répandre très rapidement sur un continent, qu'à créer de nouveaux foyers à grande distance. Il est donc très étonnant de constater que cet insecte disparaît de la littérature entomologique pendant les 30 dernières années. Comme nous l'avons vu, lors des dernières introductions, le charançon voyageait souvent avec son parasite, qui est très efficace ; les dégâts n'étant plus, dès lors, catastrophiques, il est possible qu'il soit passé inaperçu dans son aire d'introduction récente. Dans l'état actuel des choses, rien ne nous permet donc de trouver plus vraisemblable l'une ou l'autre des explications suivantes à son arrivée en Italie : introduction directe à partir d'une des zones signalées par la carte du C. I. E., ou extension plus progressive de ces foyers, qui serait passée inaperçue ou n'aurait pas été signalée.

Nous pouvons maintenant apprécier les possibilités d'extension prochaine de ce déprédateur en France à partir de la Riviera. Les arbres de parcs, tels que ceux dont nous parlions plus haut, se trouvent plus ou moins disséminés dans presque tout le Sud de la France. Il n'existe pas de massif forestier, mais les Eucalyptus ont fait l'objet dans le département du Var, d'importantes expériences d'introduction, notamment avec les espèces *E. dalrympleana*, *E. mac-arthuri* & *E. gunnii*. Les potentialités de très nombreuses espèces et provenances d'Eucalyptus pour le reboisement du Midi de la France sont, par ailleurs, actuellement testées dans les arboretums du massif de l'Estérel. Enfin, une production locale de feuillage d'Eucalyptus pour bouquets est développée dans le massif du Tanneron et dans différentes localités des Alpes-Maritimes et du Var ; les espèces utilisées sont surtout : *E. cinerea*, *E. polyanthemus*, *E. gunnii* et *E. bridgesiana*.

Des données sont disponibles sur la sensibilité des différentes espèces au Charançon (Mally, 1924 ; Kevan, 1946), puisque les pays infestés pendant la première moitié du siècle étaient justement en train de sélectionner les espèces les mieux adaptées à leurs besoins. Nous retiendrons que *E. viminalis*, *E. globulus* et *E. camaldulensis* sont considérés comme sensibles. D'autre part, et comme il est normal lorsqu'on a affaire à un phyllophage, les différents auteurs s'accordent à penser que la sensibilité des arbres varie beaucoup avec leur vigueur et le niveau des populations du ravageur. Seul *E. viminalis* subirait des dégâts appréciables, même en présence d'une limitation moyenne par *P. (A.) nitens* (Tooke, 1955). Les arboretums de l'Estérel pourraient bien constituer dans un proche avenir le banc d'essai de la sensibilité des Eucalyptus au charançon dans les conditions méditerranéennes.

5. — Possibilités de lutte

Après quelques essais (Mally, 1924), devant les difficultés et le coût des opérations, la lutte chimique a été rapidement abandonnée. Nous avons signalé plus haut que, à partir de 1926, *P. (A.) nitens*, parasite de différentes espèces de *Gonipterus* en Australie, est introduit à la suite de son hôte dans les différentes régions qu'il colonise (Tooke, 1942).

Il s'agit d'un Mymaride endoparasite solitaire, qui se nymphose à l'intérieur du chorion de son hôte. L'accouplement et la ponte ont lieu très peu de temps après l'émergence des adultes. Ce sont de préférence des pontes fraîchement déposées — au plus quelques jours auparavant — qui sont parasitées. En saison chaude, le cycle complet dure de 2 à 3 semaines. La fécondité en laboratoire varie de vingt-cinq à quarante œufs par femelle (Mossop, 1929 ; Tooke, 1942 ; Moutia, 1947 ; Frappa, 1950 ; Williams, Moutia et Hermelin, 1952).

L'insecte possède une excellente aptitude à la dispersion. Les résultats sont très bons, même dans les régions les moins favorables au parasite et sur toutes les essences, au point que les espèces moyennement attaquées deviennent pratiquement indemnes (Thompson, 1958). On n'a signalé de résultat insuffisant que dans une région : le Haut-Veldt du Transvaal, où il n'y a pratiquement pas d'œufs du Charançon de mai à octobre (Tooke, 1929, 1935) ; après une longue période d'adaptation cependant, il semble que depuis 1938 son efficacité soit devenue meilleure (Tooke, 1942).

Le contrôle obtenu à l'aide de ce parasite est considéré comme exemplaire par les traités d'Entomologie (Clausen, 1958 ; De Bach, 1964). En effet, il s'agit d'un contrôle particulièrement efficace obtenu dans une zone subcontinentale à l'aide d'un parasite d'œuf et les exemples de lutte biologique de ce type ne sont pas nombreux.

Conclusion

Il est parfaitement possible que *G. scutellatus* soit, pour le moment, passé inaperçu dans d'autres pays du Bassin Méditerranéen. Même si le foyer que nous signalons est unique, il est évident qu'à partir de là, les Eucalyptus des parcs et bordures de routes forment un réseau quasi continu, qui permet à l'insecte de s'étendre rapidement. Sur des arbres de bonne taille, dispersés sur une grande superficie, elle-même partagée par une frontière, une tentative d'éradication chimique semble tout à fait illusoire. Sampo émettait l'espoir en 1976 que les conditions climatiques de la Riviera ne permettent pas au charançon de passer l'hiver ; les faits ont contredit cette hypothèse.

Par contre, l'excellente limitation de *G. scutellatus* par *P. (A.) nitens* rapportée par la littérature, nous rend très confiants dans l'efficacité d'une introduction de ce parasite. Il semble en tout cas que, limité de cette façon, le charançon devrait faire peser une hypothèque beaucoup moins lourde sur les plantations d'Eucalyptus méditerranéennes, que *P. semipunctata*, qui est toujours, à l'heure actuelle, dépourvu d'entomophages dans cette région.

Reçu pour publication en juillet 1979.

Remerciements

Nous remercions les différentes personnes qui, successivement, ont pris conscience de l'intérêt que pouvait présenter cet insecte et qui nous en ont fait part : M. Veran (06-Menton), M. Marrou (O.N.F., 06-Isola), M. Abgrall (C.T.G.R.E.F., 38-St-Martin-d'Hères) et M. Déportes (I.N.R.A., 06-Antibes). M. d'Aguilar (I.N.R.A., 78-Versailles) nous a signalé la note de A. Sampo et MM. Auge et Allemand (I.N.R.A., 06-Antibes) nous ont fait profiter de leur connaissance des *Eucalyptus*.

Summary

Introduction in France of the Eucalyptus snout-beetle Gonipterus scutellatus Gyll.

The *Eucalyptus* snout-beetle, *Gonipterus scutellatus* Gyll. has been introduced in a small area along the coast of the Mediterranean sea on the border between Italy and France.

Références bibliographiques

- ANONYME, 1927. Entomological Notes N° 36. *Fmg. S. Afr.* 3 p. (R.A.E., 16, 304).
 ANONYME, 1928. Entomological Notes N° 39. *Fmg. S. Afr.*, 2 p. (R.A.E., 16, 649).
 ANONYME, 1939. Nyasaland Protectorate. Annual Report of the Department of Agriculture 1938, 96 p. (R.A.E., 28, 305.)
 ANONYME, 1940. The *Eucalyptus* Snout-beetle in Rhodesia. *Rhod. Agric. J.* 37, (4), p. 185. (R.A.E., 29, 30).
 APPERT J., BETBEDER-MATIBET M., RANAIVOSOA H., 1969. Vingt années de lutte biologique à Madagascar. *Agron. Trop.*, 24, 555-572.
 BILIOTTI E., SCHOENENBERGER, 1962. Sur la présence en Tunisie de *Phoracantha semipunctata* Fab. (Coleoptera, Cerambycidae) ravageur de l'*Eucalyptus*. *Ann. Inst. Nat. Rech. Agron. Tunisie*, 35, 97-110.
 BOISDUVAL J. B., 1835. Faune entomologique de l'Océan pacifique. Deuxième partie, Coléoptères et autres ordres. In : Voyage de découvertes de l'*Astrolabe*, vol. 5, 716 p.
 BYTINSKI-SALZ H., NEUMARK S., 1953. The *Eucalyptus* Borer (*Phoracantha semipunctata* F.) in Israël. *C. R. IX Congr. Int. Entomol.*, 696-699.
 CHARARAS C., 1969. Biologie et écologie de *Phoracantha semipunctata* F. (Coléoptère Cerambycidae xylophage) ravageur des *Eucalyptus* en Tunisie et méthodes de protection des peuplements. *Ann. Inst. Nat. Rech. For. de Tunisie*, 2 (3), 37 p.
 CLARK A. F., 1931. The Parasite control of *Gonipterus scutellatus* Gyll. *N. Z. J. Sci. Tech.*, 13, 22-28 (R.A.E., 20, 45).
 CLAUSEN C. P., 1958. Biological control of insect pests. *Ann. Rev. Entomol.*, 3, 291-310.
 COMMONWEALTH INSTITUTE OF ENTOMOLOGY, 1975. Distribution maps of pests. *Gonipterus gibberus* Boisd. A. 342.
 COMMONWEALTH INSTITUTE OF ENTOMOLOGY, 1975. Distribution maps of pests. *Gonipterus scutellatus* Gyll., A. 344.
 De BACH P. ed., 1964. Biological control of insect pests and weeds. *Chapman et Hall, London*, 844 p.
 FRAPPA C., 1950. Sur la présence de *Gonipterus scutellatus* Gyll. dans les peuplements d'*Eucalyptus* de Madagascar et l'acclimatement d'*Anaphoidea nitens* Gir., Insecte auxiliaire parasite. *Rev. Path. Veg. Ent. Agr. Fr.*, 29, 183-189.
 FRAPPA C., 1955. Sur l'importance du parasitisme du Mymaridé *Anaphoidea nitens* Guer. vis-à-vis du Charançon de l'*Eucalyptus* *Gonipterus scutellatus* Gyll. dans la région de Tananarive. *Bull. Madagascar* N° 113, 925-927.
 KEVAN D. K. Mc E., 1946. The *Eucalyptus* Weevil in East Africa. *E. Afr. Agric. J.*, 12, 40-44 (R.A.E., 36, 106.)
 LEGAT C. E., 1926. Forest Department. Report for the Year ended 31st March 1925. *Union S. Africa, Ann. Dep't. Repts.*, 1924-1925, 5, 382-411. (R.A.E., 14, 410.)
 MALLY C. W., 1924. The *Eucalyptus* Snout-beetle (*Gonipterus scutellatus* Gyll.). *Jl. Dept. Agric. Union S. Africa* 9, 415-442. (R.A.E., 13, 38.)

- MARELLI C. A., 1926. La plaga de gorgojos de los Eucaliptos, debida a « *Dacnirotatus bruchi* » MAR., y experiencias sobre la desinsectacion de los arboles atacados. *Mem. Minist. Obras Publicas Prov. Buenos Aires*, 1924-25, 597-646. (R.A.E., **14**, 434.)
- MARELLI C. A., 1928. Estudio sobre una peste de los eucaliptos descubierta en la Argentina. *Mem. Jard. Zool. La Plata*, **3**, 51-183, 9 pl.
- METRO A., 1954. Les Eucalyptus dans les reboisements. *F.A.O., Etudes des forêts et des produits forestiers*, **11**, 395 p.
- MILLER D., 1927. The Gum-tree Weevil and its Parasites. Preliminary Control work in New Zealand. *N.Z.J. Agric.*, **35**, 283-289. (R.A.E., **16**, 250.)
- MILLER D., 1928. Establishment of beneficial Insects in New Zealand. *N.Z.J. Agric.*, **37**, 193-195. (R.A.E., **17**, 61.)
- MOSSOP M. C., 1929. Notes on a Mymarid Parasite of the Eucalyptus Snout-beetle (*Goniapterus scutellatus* Gyll.) and its Introduction into South Africa. *Sci. Bull. Dept. Agric. Un. S. Africa*, **81**, 19 p.
- MOUTIA L. A., 1946. Notes sur l'introduction à Maurice de l'insecte : *Anaphoidea nitens* Gir., le parasite du charançon de l'Eucalyptus : *Goniapterus scutellatus* Gyll. *Rev. Agric. Maurice*, **25**, 211-212. (R.A.E., **36**, 125.)
- MOUTIA L. A., 1947. En marge de la lutte contre l'herbe Condé : *Cordia macrostachya* (Jacq.) Roem. and Schult. ; la fourmi rouge : *Solenopsis geminata* F. et le charançon de l'eucalyptus : *Goniapterus scutellatus* Gyll. *Rev. Agric. Maurice*, **26**, 125-137. (R.A.E., **38**, 190.)
- MOUTIA L. A. et VINSON J., 1945. Le charançon de l'eucalyptus, *Goniapterus scutellatus* Gyll. *Rev. Agric. Maurice*, **24**, 25-30.
- OGLOBLIN A. A., 1939. Sobre la sinonimia del Mimarido parasito del gorgojo de Eucalyptus (*Mymaridae*, *Hymenoptera*). *Mem. Jardin Zool.*, **9**, 143-144. (R.A.E., **28**, 549.)
- PENFOLD A. R., WILLIS J. L., 1961. The Eucalypts. *Leonard Hill (Books) Ltd., London*, 551 p.
- SAMPO A., 1976. Un Curculionide Gonopterino australiano defogliatore dell' Eucalipto per la prima volta in Europa (*Coleoptera*, *Curculionidae*). *Il floricultore*, **13**, 86-87.
- SCHÖNHERR C. J., 1833. Genera et species Curculionidum, **1** (2), 456-460.
- SMEE C., 1937. The Eucalyptus Weevil, *Goniapterus scutellatus* Gyll. in Nyasaland. *E. Afr. Agric. J.*, **3**, 173-175. (R.A.E., **26**, 203.)
- THOMPSON W. R., 1958. Biological control in some Commonwealth countries. *Proc. Xth Internatl. Congr. Ent., Montreal*, **4**, 479-482 (1956).
- TILLYARD R. J., 1931. The control of the Eucalyptus Weevil (*Goniapterus*) by parasites in South Africa and New Zealand. *J. Council Sci. Indust. Res.*, **4**, 57-58. (R.A.E., **19**, 447.)
- TOOKE F. G. C., 1929. The Eucalyptus Snout-beetle situation. *Fmg. S. Afr. Reprint*, n° **43**, 1 p. (R.A.E., **17**, 606.)
- TOOKE F. G. C., 1935. The Eucalyptus Snout Beetle. *Fmg. in S. Afr. 1935, Reprint*, n° **31**, 1p. (R.A.E., **23**, 508).
- TOOKE F. G. C., 1942. The biological control of the Eucalyptus Snout Beetle, *Goniapterus scutellatus* Gyll. *Sci. Bull. Dep. Agric. For. S. Afr.*, **235**, 16 p., 14 fig.
- TOOKE F. G. C., 1955. The Eucalyptus Snout-beetle, *Goniapterus scutellatus* Gyll. A study of its Ecology and control by biological Means. *Ent. Mem. Dep. Agric. S. Afr.*, **3**, 282 p.
- WILLIAMS J. R., MOUTIA L. A., HERMELIN P. R., 1952. The biological control of *Goniapterus scutellatus* Gyll. (Col. *Curculionidae*) in Mauritius. *Bull. Entomol. Res.*, **42**, 23-28.

Observations anatomiques chez la larve de *Thrips tabaci* Lind.

N. NKOUKA (*)

Laboratoire de Recherches de la Chaire d'Ecologie Animale
et de Zoologie Agricole, I.N.R.A.,
Centre de Recherches de Montpellier - 34060 Montpellier

Résumé

Dans le but d'étudier le cheminement d'un virus circulant à l'intérieur du corps d'un Thysanoptère vecteur, nous avons procédé à l'étude de l'anatomie d'une larve du deuxième stade. C'est le résultat de cette étude qui fait l'objet de la présente note.

Quatre espèces de Thysanoptères sont actuellement reconnus vecteurs de virus des plantes. Citons *Thrips tabaci* Lind., *Frankliniella schultzei* Tryb., *F. occidentalis* Perg et *F. fusca* Hinds qui transmettent le *Spotted Wilt Virus*, agent de la Maladie bronzée de la Tomate (Sakimura, 1962).

La première espèce citée est co-vectrice du *Tabacco Ringspot Virus* ou *Ringspot* du Tabac avec le Nématode *Xiphinema americanum* Cobb., (Messieha, 1969).

Un phénomène, sans doute particulier aux Thysanoptères, est l'impossibilité pour les adultes d'acquiescer le virus. Chacune des quatre espèces a donné les mêmes résultats expérimentaux. Day et Irzyckiewicz (1954) ont entrepris des recherches pour essayer d'en donner l'explication. Ils n'ont trouvé aucune différence entre la larve et l'adulte de *Thrips tabaci* quant au potentiel d'oxydo-réduction et au pH de la paroi intestinale, de sa perméabilité, de la quantité de nourriture ingérée. Ils ont même essayé de percer l'intestin de l'adulte mais sans aucun résultat positif.

Par ailleurs, Jordan, 1888 ; Buffa, 1898 ; Klocke, 1926 ; Awati et Dike, 1938 ont étudié également le tube digestif de l'adulte.

Il n'y a, à notre connaissance, que le travail de Müller (1927) qui traite de l'anatomie des larves. Cet auteur s'occupe surtout de la structure du tube digestif *sensu stricto* mais il omet les pièces buccales, ainsi que les annexes, tubes de Malpighi et surtout glandes salivaires dont l'importance est primordiale dans l'étude des transmissions de maladies par les Insectes.

En outre, l'espèce qu'il étudie est *Parthenothrips dracaenae* Heeger dont l'organisation présente quelques différences avec celle de *Thrips tabaci* Lind.

I. — Matériel et méthodes

Notre étude a été conduite à l'aide d'observations par transparence de l'intestin de larves garni de nourriture (*Datura stramonium*), de dissections sommaires et surtout de coupes examinées au microscope photonique ou au microscope électronique (fig. 1).

Les Thrips observés ont tous été collectés à Montpellier (France) ou aux environs immédiats. Ce détail est important puisqu'il existe des races géographiques vectrices et d'autres qui ne le sont pas. Comme il s'agit d'un virus circulant, ceci peut correspondre à des différences de structure.

(*) Adresse actuelle : Laboratoire de Zoologie agricole, ORSTOM, B. P. 181, Brazzaville, République Populaire du Congo.

II. — Résultats

1. — Les pièces buccales et les annexes (fig. 2)

Elles sont dans leur ensemble analogues à celles qui ont été décrites chez l'adulte (Peterson, 1915 ; Reyne, 1927 ; Risler, 1957).

Les deux stylets maxillaires (laciniae) ont une section hémicirculaire, la mandibule droite est massive et de section circulaire. Cependant, malgré nos recherches nous n'avons pas pu observer contrairement à ce que signalent certains auteurs, le rudiment de la mandibule gauche. Les muscles de la pompe alimentaire sont très visibles (fig. 2 et 3).

L'hypopharynx et l'épipharynx sont fortement sclérifiés. Ils présentent un profil en V. Le dernier porte en son milieu les insertions des muscles labio-épipharyngiens et clypéo-épipharyngiens dont la contraction commande la pompe alimentaire.

Placée dans la partie gauche du cône buccal, on trouve une glande dont la sécrétion se déverse dans l'ampoule entourant la base de la mandibule gauche. Elle a été interprétée soit comme une glande salivaire soit comme une glande accessoire de la mandibule. Cette dernière hypothèse nous paraît la plus plausible.

PLANCHE I

FIG. 1. — Reconstitution anatomique de *Thrips tabaci* à partir des coupes transversales. On remarque bien que la masse nerveuse se trouve dans le prothorax.

- gl. sl. dl. : glandes salivaires dorsales.
- A : niveau de la coupe fig. 4.
- B : niveau de la coupe fig. 5.
- Vl. pl. : valvule pylorique.
- gl. cb. : glande cérébrale.
- vl. cd. : valvule cardiaque.
- t. m. : tube de Malpighi.
- m. a. : mésentéron antérieur.
- gl. r. : glandes rectales.

Coloration : glychemalun.

FIG. 2. — Pompe alimentaire de *T. tabaci*. Remarquer le profil en V de l'hypopharynx et de l'épipharynx.

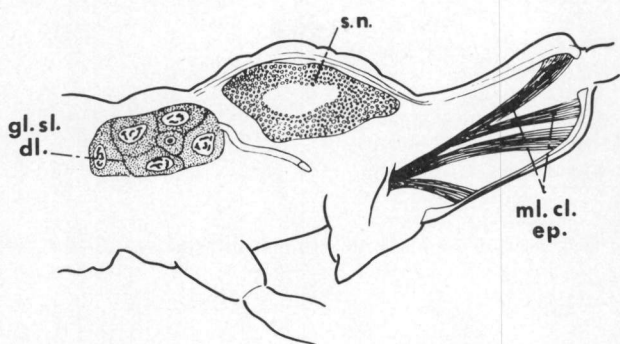
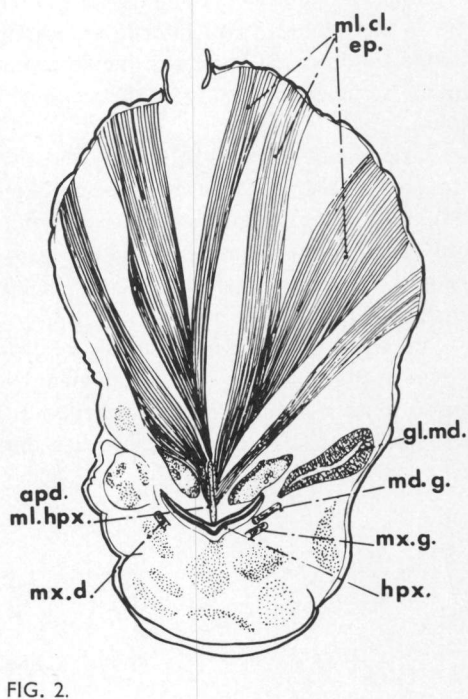
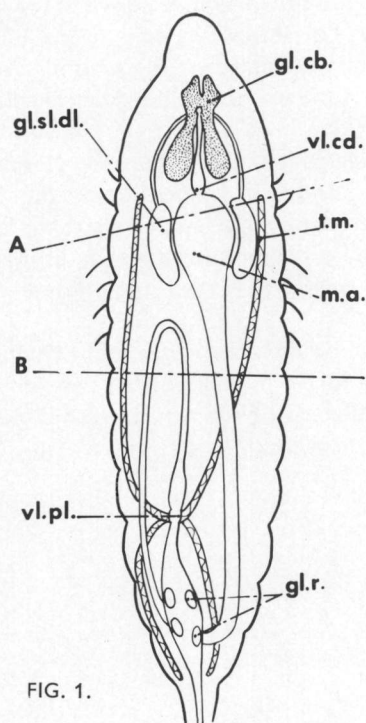
- apd. ml. hpx. : apodème maxillo-hypopharyngien.
- mx. d. : maxille droite.
- ml. cl. ep. : muscles clypéo-épipharyngiens.
- gl. md. : glande mandibulaire.
- md. g. : mandibule gauche.
- mx. g. : maxille gauche.
- hp. x. : hypopharynx.

Coloration : glychemalun.

FIG. 3. — Annexes des pièces buccales de *T. tabaci*.

- gl. sl. dl. : glandes salivaires dorsales.
- s. n. : système nerveux.
- ml. cl. ep. : muscles clypéo-épipharyngiens.

Coloration : glychemalun.



En effet, elle se présente comme un corps allongé, en panache (fig. 2). A l'intérieur, une lumière axiale recueille les excréments de nombreuses petites vacuoles contenues par les cellules sécrétrices qui les bordent. Le volume de liquide produit par une telle glande paraît être relativement faible. Or les piqûres nutritiales faites par la larve sont fréquentes et le volume de liquide injecté au cours de chacune d'elles serait infime et par suite sans effet.

Sous l'apex de l'hypopharynx, débouche l'orifice du salivarium. Celui-ci est limité vers le bas par la paroi interne du praementum. A l'arrière de ce salivarium, une valvule solidaire du muscle salivaire commande l'émission de salive. En amont de la valvule se trouve le confluent des canaux déférents des deux paires de glandes salivaires.

La paire de glandes salivaires dorsales se situe de part et d'autre du tube digestif à la partie antérieure du mésentéron. Ce sont des glandes de forme massive (fig. 3 et 4). Elles sont formées de cellules peu nombreuses mais de taille importante et contenant des noyaux volumineux et de grosses vacuoles. La lumière de la glande est peu accusée. Un canal déférent en sort, contourne les masses nerveuses céphaliques et passe dans le cône buccal.

La paire de glandes salivaires ventrales se situe de part et d'autre de la chaîne nerveuse (fig. 4). Elles sont relativement fines et de forme allongée. Elles s'étendent depuis le bord antérieur du prosternum jusqu'au milieu de l'abdomen. Leurs cellules sont beaucoup plus petites que celles des glandes dorsales.

PLANCHE II

FIG. 4. — Coupe transversale de *T. tabaci* montrant le tube digestif, les glandes salivaires dorsales et ventrales.

- d. i. a. : disques imaginaires alaires.
- f. a. : fémur antérieur.
- t. m. : tube de Malpighi.
- gl. sl. dl. : glandes salivaires dorsales.
- c. n. v. : chaîne nerveuse ventrale.

Coloration : glychemalun.

FIG. 5. — Ciliature de l'épithélium interne du mésentéron vu en coupe transversale.

Coloration : glychemalun.

FIG. 6. — Coupe longitudinale de *T. tabaci*.

- an. : anus.
- gl. r. : glandes rectales.
- vl. py. : valvule pylorique.
- ms. pt. : mésentéron postérieur.
- vl. cd. : valvule cardiaque.

Coloration : glychemalun.

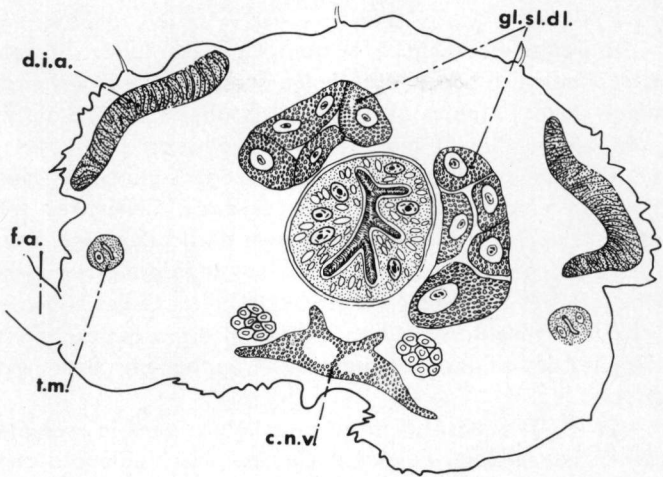


FIG. 4.

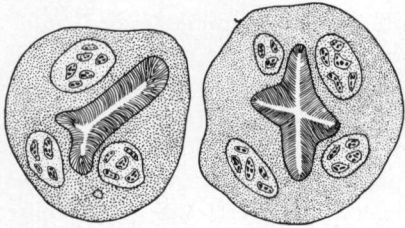


FIG. 5.

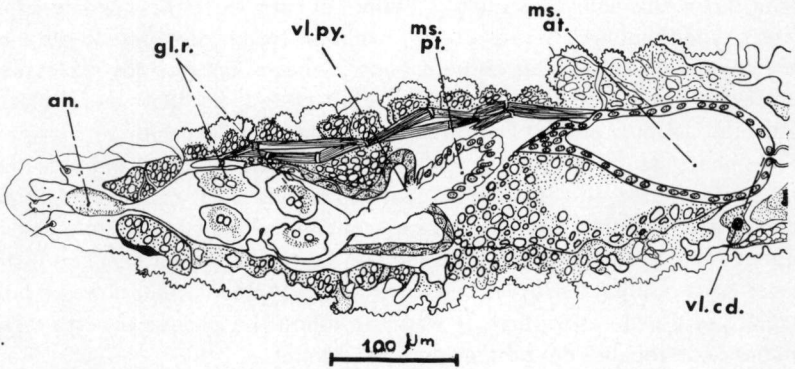


FIG. 6.

2. — Le tube digestif

Après la pompe alimentaire, le stomodéum, de faible diamètre, traverse le collier périœsophagien. Il convient de noter que, chez les larves et en particulier celles du deuxième stade, la masse nerveuse cérébrale ne se situe absolument pas dans la capsule céphalique (fig. 1) mais dans le prothorax.

Le tube digestif est resserré entre les deux gros ganglions sous-œsophagiens puis il se renfle légèrement avant la valvule cardiale. Celle-ci est très peu importante. Immédiatement après, le mésentéron devient particulièrement volumineux. Il est susceptible de se distendre considérablement lors de la prise de nourriture. Il est entouré d'un épithélium très fin tapissé de grosses cellules. Celles-ci présentent d'importants noyaux et de nombreuses vacuoles. Elles sont disposées de telle façon qu'elles laissent entre elles des sillons longitudinaux. L'épithélium interne porte un revêtement dense de cils (fig. 5).

Kitajima (1975) a observé la même ciliature dans le mésentéron mais chez des adultes de *Frankliniella* sp. au Brésil. Sur ces cils, l'auteur décrit des « microvilli » fourchus de 10 μ m de diamètre et de 35 μ m de long. L'espèce est, comme celle qui nous occupe, vectrice du virus du *Spotted Wilt*.

Cependant, nos observations au microscope électronique sur les larves de *Thrips tabaci* ne nous ont pas montré de tels organites (fig. 7).

Cette partie antérieure du mésentéron se prolonge jusqu'au niveau du 8^e segment abdominal. Lors de la prise de nourriture, on peut l'observer par transparence sur des larves vivantes. Elle est vivement colorée en vert, par les chloroplastes des contenus cellulaires absorbés par la larve.

Le mésentéron fait alors un coude à 180° et change de dimensions et de structure. Son diamètre diminue et, si les cellules sécrétrices qui le tapissent sont plus petites, l'épithélium interne est revêtu de cils beaucoup plus longs, beaucoup plus denses et régulièrement disposés. A partir de ce moment, la coloration verte des chloroplastes, très visible dans la première partie du mésentéron, disparaît. L'intestin moyen forme un autre coude au niveau du ptérothorax et revient vers l'arrière jusqu'au niveau du sixième segment abdominal où on observe aisément une valvule pylorique importante (fig. 6).

C'est à ce niveau que l'on observe l'insertion des tubes de Malpighi. Ils sont au nombre de quatre. Deux sont dirigés vers la partie antérieure et atteignent le prothorax, deux plus courts vers le pygidium. Leur structure très caractéristique les rend aisément identifiables. Ils se présentent sous la forme de tubes de diamètre constant (9 μ m) contenant des cellules en quinconce. Celles-ci ont des noyaux assez importants et un cytoplasme à structure granuleuse. Elles sont limitées vers l'intérieur par un canalicule sinueux qui est le conduit véhiculant les excréments.

Le proctodeum, nettement renflé contient quatre grosses glandes rectales. Chacune est composée de deux à trois grosses cellules et est rattachée à la paroi par un pédoncule assez faible. Ces glandes sont considérées par les physiologistes comme des organes récupérateurs d'eau. Il ne semble pas que cette fonction soit justifiée dans le cas qui nous occupe, les larves consommant les contenus cellulaires ne paraissent pas susceptibles d'avoir à souffrir de déshydratation. La preuve en est fournie par leur émission continue de gouttelettes de miellat.

Peu après cette ampoule rectale, le tube digestif se rétrécit et aboutit à l'anus.

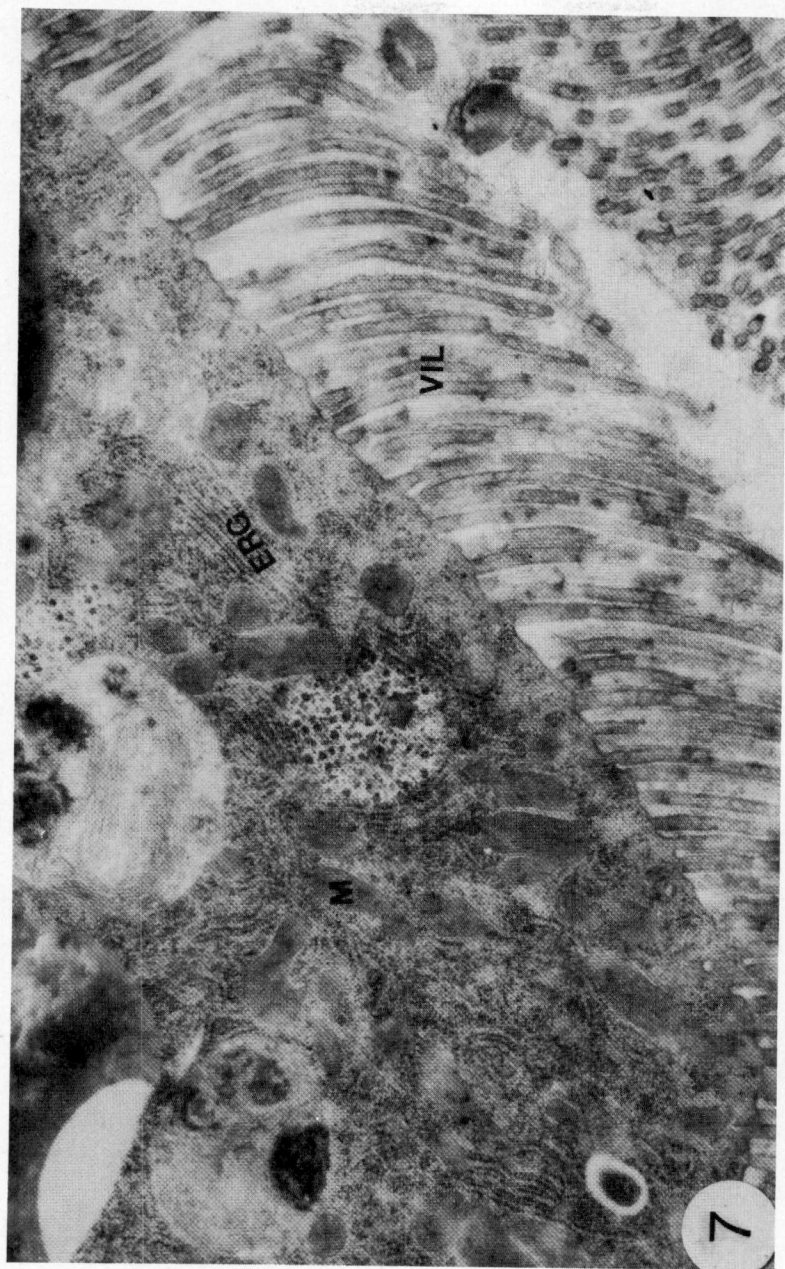


FIG. 7. — Coupe transversale du tube digestif. La présence des microvilli n'est pas remarquée.

M : Mitochondries.

ERG : Ergastoplasme.

VIL : Villosités.

Microscopie électronique $\times 92\,000$.

Coloration acétate d'uranyle-acétate de plomb.

III. — Conclusion

L'étude anatomique des pièces buccales et du tube digestif de la larve de *Thrips tabaci* Lind apporte des informations directement exploitables par la microscopie électronique.

En effet, nos observations permettent de connaître de façon précise le niveau où les coupes doivent être effectuées si l'on veut suivre la localisation du virus chez ce vecteur potentiel (fig. 4).

On peut alors à cet endroit avoir une idée de la structure des organes suivants : tube digestif, glandes salivaires dorsales et ventrales.

Cette précision, à notre connaissance n'a jamais été apportée chez la larve de *T. tabaci* qui, cependant, semble représenter un stade favorable à la vie du virus (Bald et Samuel, 1931).

En outre, nos résultats différents de ceux de Kitajima (1975) quant à l'observation des *microvilli* au microscope électronique, semblent témoigner de la variation possible des structures du tube digestif des vecteurs chez les Thysanoptères.

Reçu pour publication en juillet 1979.

Premières observations sur les ennemis naturels des *Tabanidae* (Diptera) des Hautes-Alpes (*)

H. L. RAYMOND

Chaire de Zoologie, Institut national agronomique, Paris (**)

Résumé

Les œufs d'*Hybomitra auripila* et de *Tabanus rupium* sont communément attaqués par des Hyménoptères *Scelionidae*. Les larves d'*H. auripila* et d'*H. montana* sont parfois tuées par des Nématodes *Mermithidae*. Les nymphes d'*H. auripila*, *H. montana* et *Glaucops hirsutus* sont parasitées par des Hyménoptères *Pteromalidae*. Les adultes d'autres espèces hébergent des *Mermithidae* ou sont consommés par des oiseaux.

Les éleveurs du Texas avaient compris dès 1913 l'utilité des parasites des œufs de taons (Parman, 1928). Depuis cette époque plusieurs travaux (trop nombreux pour être cités) ont été consacrés aux ennemis naturels des taons des Etats-Unis et de l'U.R.S.S. Il n'existe pas de mise au point sur le sujet mais Jenkins (1964) et Weiser (1975) ont résumé les résultats les plus importants. La littérature concernant l'Europe occidentale est des plus réduites. Surcouf (1924) a obtenu en France des parasites des œufs de *Tabanus maculicornis* Zetterstedt. Bouvier et Gaschen (1944) observent en Suisse des taons parasités par des larves de trombidions. Raymond (1978) cite deux cas de parasitisme chez *Hybomitra expollicata* (Pandellé). Il nous a donc semblé intéressant de présenter quelques observations effectuées au cours d'une étude sur les taons des Hautes-Alpes (Raymond, 1976). Les méthodes d'étude ayant été décrites dans le travail cité ne seront pas répétées ici.

Les pontes de *Tabanus rupium* Brauer et d'*Hybomitra auripila* (Meigen) sont parasitées par des Hyménoptères *Scelionidae* ⁽¹⁾ dans la plupart des localités prospectées (communes d'Aiguilles, de Ceillac, de Montgenèvre, des Orres, de Puy-St-André et de Villard-St-Pancrace). En moyenne 42 p. 100 des pontes récoltées étaient parasitées. On a compté jusqu'à deux cent cinquante-quatre parasites issus d'une seule ponte (chaque œuf attaqué héberge un parasite unique qui en sort en perçant un trou circulaire). La fréquence et l'intensité du parasitisme varient au cours de la saison (fig. 1). On n'a pas obtenu de parasites avant le 15 août. Le nombre de parasites par ponte parasitée

(*) Partie d'une thèse soutenue à l'Université Pierre-et-Marie-Curie (Paris VI).

(**) Adresse actuelle : I.N.R.A., B.P. 93, 05106 Briançon, France.

(1) Des échantillons de ce matériel sont en cours d'identification à l'O.I.L.B.

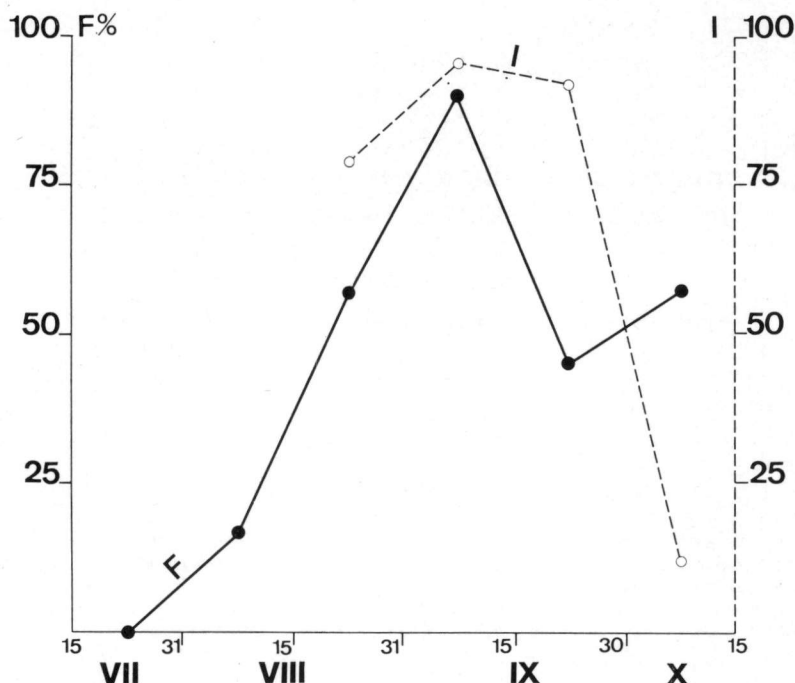


FIG. 1. — Evolution saisonnière du parasitisme des œufs par les Scelionidae. Abscisse : mois et quinzaines, ordonnées : fréquence (F) en nombre de pontes ayant donné des parasites par nombre de pontes total (p. 100), intensité (I) en nombre de parasites obtenus par ponte parasitée (moyennes des résultats cumulés 1970-1977, nombre de pontes examinées : cent vingt-sept).

passer par un maximum au cours du mois de septembre. L'émergence des parasites a lieu de 10 à 15 jours après l'éclosion des larves de taons issues d'une même ponte. L'émergence des parasites d'une même ponte dure au minimum 15 min mais elle peut aussi se prolonger pendant une semaine. Les mâles émergent avant les femelles. Le mâle venant d'émerger se place au-dessus d'un œuf contenant une femelle, écarte les ailes, les fait vibrer, lève l'abdomen et étend horizontalement les antennes. La femelle ouvre l'œuf avec ses mandibules et palpe le thorax et les mandibules du mâle avec ses antennes. Le mâle aide la femelle à sortir de l'œuf en la tirant par les mandibules et s'accouple aussitôt.

Moins de 2 p. 100 des larves récoltées ont été tuées par des Nématodes *Mermithidae* parasites. Les larves d'*H. auripila* et d'*Hybomitra montana* (Meigen) parasitées étaient de taille moyenne (11-15 mm), hébergeaient un ou deux vers qui ont été libérés dans le milieu à des dates variées (juillet, octobre, novembre) et provenaient de Montgenèvre, Puy-St-André et St-Chaffrey. Il est très rare de trouver dans la nature des larves mortes de mycose. Ce facteur de mortalité paraît plus important dans les conditions d'élevage. Le cannibalisme entre larves de taons de la même espèce est fréquent même dans les conditions naturelles.

Les nymphes d'*H. auripila*, *H. montana* et *Glaucops hirsutus* (Villers) sont parasitées par des Hyménoptères *Pteromalidae* ⁽¹⁾. *Diglochis sylvicola* (Walker) est, dans un cas

(1) Des échantillons de ce matériel sont en cours d'identification à l'O.I.L.B.

au moins, le parasite attaquant *H. auripila* (Boucek, communication personnelle). Les nymphes parasitées provenaient de Montgenèvre, les Orres, Puy-St-André et elles ont donné chacune de trente-cinq à soixante-quatre parasites. Le délai entre la nymphose de la larve de taon et l'émergence des parasites peut atteindre 43 jours. L'émergence des parasites est donc plus tardive que celle des taons (la dernière émergence de parasites a été constatée le 13 août). Dès la mue nymphale, la nymphe parasitée a un aspect pathologique. L'abdomen est anormalement allongé, rigide et le tégument est uniformément brun. L'abdomen de la nymphe saine est plus court, mobile et le tégument est en général plus foncé dans la région céphalique. Environ 17 p. 100 des nymphes récoltées dans la nature ou obtenues par élevage de larves étaient parasitées. La fréquence du parasitisme varie suivant l'espèce, la localité et l'année. Chez *G. hirsutus*, à Montgenèvre, en 1973, 45 p. 100 des nymphes étaient parasitées.

On a observé un cas de parasitisme de l'adulte par Nématode *Mermithidae* chez *Haematopota pluvialis* (L.) mais la fréquence de ce parasite est inconnue. On a également constaté un cas de prédation de *Tabanus quatuornotatus* Meigen par une mésange alpestre *Parus montanus* (Froissart, communication personnelle) mais ce type de proie semble exceptionnel dans le régime alimentaire de cet oiseau (Denel, 1975). La phorésie, extrêmement fréquente chez les mouches du genre *Morellia* qui portent presque toujours de nombreux acariens, est très rare chez les taons des Hautes-Alpes.

L'évolution saisonnière du parasitisme dû aux *Scelionidae* observée dans les Hautes-Alpes est semblable à celle décrite par Dukes et Hays (1971) en Alabama. On trouve des pontes pendant 3 mois au cours desquels la fréquence du parasitisme passe par un maximum. Nos données sur le parasitisme des nymphes par les *Pteromalidae* sont voisines de celles de James (1951) sur *Diglochis occidentalis* (Ashmead). Au Manitoba, ce parasite atteint 14 p. 100 des nymphes, son développement s'achève 35 jours après la nymphose de l'hôte et l'infestation moyenne est de quarante-cinq parasites par nymphe. Nos observations sont également en accord avec celles de Schacht (1977) qui a montré en Autriche que *D. sylvicola* était un parasite de *G. hirsutus*.

Reçu pour publication en juillet 1979.

Remerciements

Notre collègue Y. Froissart nous a aimablement communiqué ses observations sur les passereaux. Le Dr. Boucek a identifié *D. sylvicola*. C. Laumond nous a fait bénéficier de ses conseils. Nous les remercions très vivement.

Summary

First observations on the natural enemies of the Upper-Alps Tabanidae (Diptera)

Hybomitra auripila and *Tabanus rupium* eggs are commonly destroyed by *Scelionidae* (Hymenoptera). *H. auripila* and *H. montana* larvae are killed at times by parasitic *Mermithidae* (Nematoda). *H. auripila*, *H. montana* and *Glaucops hirsutus* pupae are parasitized by *Pteromalidae* (Hymenoptera). Birds are eating imagines of an other tabanid species. The imagines of a second species are parasitized by *Mermithidae*.

Références bibliographiques

- BOUVIER G., GASCHEN H., 1944. Sur quelques parasites de Diptères piqueurs. *Mitt. schweiz. Entomol. Ges.*, **19**, 191-197.
- DENEL J., 1975. Observation sur la reproduction des Passereaux du Mélézin. Essai d'estimation de la prédation sur la Tordeuse du Méléze. Mémoire de fin d'études, E.N.I.T.A., Quéigny, 1-89.
- DUKES J. C., HAYS K. L., 1971. Seasonal distribution and parasitism of eggs of *Tabanidae* in Alabama. *J. econ. Entomol.*, **64**, 886-889.
- JAMES H. G., 1951. Natural control of *Tabanidae* (Diptera) in the region of Churchill, Manitoba. 82d ann. Rept. entomol. Soc. Ontario, 70-74.
- JENKINS D., 1964. Pathogens, parasites and predators of medically important arthropods: annotated list and bibliography. *Bull. W.H.O.*, **30** (suppl.), 1-150.
- PARMAN D. C., 1928. Experimental dissemination of the tabanid egg parasite *Phanurus emersoni* Girault and biological notes on the species. *U.S.D.A. Circ.*, **18**, 1-6.
- RAYMOND H. L., 1976. Les taons (Diptera, *Tabanidae*) du département des Hautes-Alpes. *Ann. Zool. Ecol. anim.*, **8**, 443-456.
- RAYMOND H. L., 1978. Contribution à l'étude des *Tabanidae* (Diptera) de Camargue. *Terre et Vie*, **32**, 291-303.
- SCHACHT W., 1977. Interessante Funde sowie weitere Hinweise zur Biologie von *Glaucops hirsutus* Villers, 1789 (Dipt., *Tabanidae*) in den Alpen. *Ber. Arbgem. ökol. Entomol. Graz*, **8**, 7-8.
- SURCOUF J. M. R., 1924. Les Tabanides de France et des pays limitrophes. Lechevalier, Paris, 1-261.
- WEISER J., 1975. Significant recent advances in biological control of vector insects. *Adv. vet. Sci. comp. Med.*, **19**, 47-72.
-

**Incidence du parasite *Aphidius matricariae* Hal.
(Hym., Aphidiidae) sur la fécondité
de son hôte *Myzus persicae* Sulz. (Hom., Aphididae)
à différentes températures**

J. M. RABASSE* et F. F. SHALABY**

* Station de Zoologie et de Lutte Biologique, INRA.
Centre de Recherches d'Antibes. 06602 Antibes, France

** Faculté des Sciences Agronomiques,
Moshtohor, Egypte

Résumé

La présente note précise la fécondité au laboratoire de *Myzus persicae* Sulz., à trois températures, la façon dont elle est modifiée par le parasitisme et les conséquences que l'on peut en attendre pour l'évolution ultérieure de la population du phytophage.

De nombreux auteurs ont constaté que les Aphidiides sont capables de pondre dans leurs hôtes, les pucerons, quel que soit leur stade de développement. Si l'œuf est pondu dans un des derniers stades larvaires ou dans un adulte, le puceron a généralement une certaine descendance. Ceci peut être expliqué par le fait que d'une part les aphides sont des insectes hétérométaboles ayant une morphologie très voisine de la naissance à l'âge adulte et que d'autre part, ils présentent une parthénogénèse thélytoque et la maturation des embryons, extrêmement précoce, se déroule pendant la vie larvaire. Les Aphidiides sont donc des parasitoïdes, puisqu'ils détruisent inéluctablement leur hôte, mais ils ont une certaine tendance vers le parasitisme vrai, puisqu'ils peuvent lui permettre, avant de mourir, d'arriver au stade adulte et de se reproduire. Il est intéressant de noter la différence qui existe entre deux des groupes de Braconides les plus évolués, qui, tous deux présentent une adaptation des cellules de la séreuse embryonnaire à la nutrition larvaire. Chez les Euphorinae, le parasite provoque chez les Coléoptères adultes une involution complète des gonades par déviation de métabolisme au profit du trophamnios (Jourdeuil, 1960) ; par contre, chez les Aphidiides, vraisemblablement en raison de l'état de développement avancé des embryons des aphides-hôtes, on ne constate pas de castration parasitaire analogue (Tremblay et Laccarino, 1971).

Chez les pucerons, le parasitisme peut avoir différents effets sur la population qu'il affecte : en limitant sa croissance, en agissant sur la dissémination (Robert et Rabasse, 1977) ou en modifiant la forme (aptère ou ailé) des individus (Johnson, 1959).

Travaillant sur la biologie d'*Aphidius matricariae* Hal. (Rabasse et Shalaby, 1979 ; Shalaby et Rabasse, 1979), un des principaux parasites de *Myzus persicae* Sulz. (Schlinger et Mackauer, 1963), nous précisons ici la réduction de fécondité de l'hôte parasité, en essayant d'évaluer les conséquences de ce phénomène sur la dynamique ultérieure de la population du phytophage.

Matériel et méthodes

La seule forme étudiée est la forme virginipare aptère. A partir de leur naissance, les pucerons sont élevés individuellement sur des rondelles de feuilles d'aubergine (*Solanum melongena* L. var. *Bonica*), flottant sur de l'eau dans des boîtes cylindriques grillagées de 3 cm de diamètre et 1 cm de hauteur. Pendant toute la vie du puceron concerné, ces boîtes sont maintenues en étuve avec 16 h de photopériode et à l'une des températures constantes suivantes : 10, 15 ou 20 °C. Le végétal est changé une ou deux fois par semaine selon la température. Les observations sont faites chaque jour à 10 h à 10 °C et à 10 h et 18 h aux deux autres températures. Dès que l'on constate que le puceron est arrivé au stade étudié, il est exposé à une seule piqure de ponte de la part d'une femelle fécondée de parasite. Il n'est tenu compte ni des individus morts accidentellement en cours d'expérience, ni de ceux qui ne se transforment pas finalement en momie (et qui sont supposés non parasités). Les larves néonates sont dénombrées, puis supprimées lors des observations quotidiennes. La souche de puceron et celle de parasite sont originaires de la région d'Antibes.

Résultats

1. — Fécondité totale de *M. persicae* sain et parasité

Lorsque les pucerons sont parasités aux deux premiers stades larvaires, une fraction plus ou moins importante peut atteindre le stade adulte selon la température de l'essai (Rabasse et Shalaby, 1979), mais ces insectes sont toujours incapables de se reproduire.

Les pucerons parasités au début du troisième stade font tous leur mue imaginale avant la momification, mais ils ne donnent qu'exceptionnellement une descendance. Nous avons obtenu sur de tels individus les résultats suivants :

- à 10 °C, un individu, sur trente en expérience, a donné naissance à deux larves,
- à 15 °C, un individu, sur trente-trois en expérience, a donné naissance à trois larves,
- et à 20 °C, aucun des seize aphides ne s'est reproduit.

Les résultats concernant les aphides sains et parasités au quatrième stade larvaire et à l'état adulte sont consignés dans le tableau 1.

C'est seulement à 10 °C qu'une partie appréciable des individus parasités n'a pas de descendance. La fécondité des pucerons parasités au quatrième stade est de 9 p. 100 de celle des pucerons sains ; la fécondité de ceux parasités au stade adulte est

TABLEAU 1

*Caractéristiques de la descendance de Myzus persicae Sulz. sain ou parasité
par Aphidius matricariae Hal. à différentes températures*

	10 °C					15 °C					20 °C				
	n	p p. 100	Fec.	P.-I.	L.	n	p p. 100	Fec.	P.-I.	L.	n	p p. 100	Fec.	P.-I.	L.
Aphide sain.....	20	100	43,9 ± 2,2	3,5	33,5	20	100	66,9 ± 2,6	1,6	29,5	15	100	60,2 ± 5,9	1,9	16,7
Aphide parasité à l'état adulte.....	14	100	6,07 ± 1,12	4,4	7,7	28	100	18,29 ± 0,89	1,1	9,1	21	100	9,24 ± 0,86	1,5	3,9
Aphide parasité au quatrième stade larvaire.....	27	56	3,87 ± 0,62	5,3	4,3	21	90	5,63 ± 0,80	1,9	4,0	19	95	5,78 ± 0,73	0,7	3,3

n : nombre d'aphides en expérience.

p p. 100 : pourcentage d'aphides, qui se reproduisent.

Fec. : nombre moyen de larves dans la descendance des aphides qui se reproduisent ± erreur standard.

P.-I. : durée moyenne de la période entre la mue imaginale et le début de la reproduction.

L. : nombre moyen de jours pendant lequel les aphides se reproduisent.

de 15 p. 100 de celle des sains à 10 et 20 °C (mais 27 p. 100 à 15 °C). Si l'on compare maintenant la durée pendant laquelle le puceron parasité se reproduit à celle pendant laquelle se reproduit le puceron sain, on constate que, selon la température considérée, le rapport de ces deux durées est compris entre 13 et 20 p. 100 pour les parasités au quatrième stade et entre 23 et 31 p. 100 pour les parasités au stade adulte. La comparaison de ces deux rapports à chaque température montre que le rapport des durées est de l'ordre de une fois et demie le rapport des fécondités totales, dont nous avons parlé précédemment, dans les mêmes conditions. Ceci signifie que la fécondité quotidienne pendant la reproduction est nettement moins altérée par le parasitisme que la fécondité totale.

2. — Conséquences du parasitisme sur l'évolution ultérieure de la population

a) Evolution de la population saine :

Les notations de tables de mortalité rappelées ci-dessous sont celles de Birch (1948), telles qu'elles sont utilisées pour les populations parthénogénétiques de pucerons (Barlow, 1962 ; Messenger, 1964a ; Campbell et Mackauer, 1977).

Dans une population dont l'effectif N s'accroît de manière exponentielle, l'effectif au temps t peut s'exprimer en fonction de l'effectif à l'origine des temps par :

$$N_t = N_0 e^{rt} \quad (1)$$

r , taux d'accroissement de la population est alors constant dans le temps.

Si cette population exponentielle a une structure d'âges constante (population malthusienne), la mortalité et la natalité sont constantes. Une telle population tend vers une population stable dans laquelle la fécondité est constante. Nous rappelons simplement ci-dessous les principaux paramètres qui, dans le cadre de cet ensemble d'hypothèses, caractérisent une population : x étant l'âge moyen d'un intervalle de temps, l_x

le pourcentage de survie à la fin de cet intervalle (représentant la probabilité de survie) et m_x le nombre moyen de larves produites par les femelles survivantes pendant cet intervalle (représentant la fécondité), la valeur de r (parfois noté rm), taux d'accroissement intrinsèque, est obtenue par approximations successives dans l'équation (2) :

$$\sum e^{-rx} l_x m_x = 1 \quad (2)$$

Frazer (1972) a montré que, pour les aphides, la valeur de r est très peu modifiée si l'on pose $l_x = 1$; nous n'avons pas utilisé cette possibilité de simplifier les calculs. R_0 est le taux net de reproduction, c'est-à-dire le nombre moyen de pucerons-filles produits par une femelle de la génération précédente. λ est le taux d'accroissement fini ou taux d'accroissement de la population par unité de temps. T , durée d'une génération, est la durée nécessaire pour que la population soit multipliée par R_0 . Enfin, le temps de doublement de la population, T.D., constitue une autre façon, beaucoup plus parlante, de présenter l'accroissement intrinsèque.

Messenger (1964b) a montré que r était une fonction linéaire de la température dans une assez large gamme de températures. Il semble donc intéressant d'utiliser une échelle de temps physiologique, exprimée en degrés-jours au-dessus d'un seuil thermique unique, comme le propose Hughes (1973). En exprimant l'âge x en degrés-jours, on calcule un taux d'accroissement r' qui doit être indépendant de la température (Campbell et Mackauer, 1977). Pour ce calcul, nous avons utilisé le seuil théorique de développement de 5 °C établi par ailleurs (Rabasse et Shalaby, 1979).

Sous un certain nombre d'hypothèses qui sont parfaitement vraisemblables chez les pucerons et que nous avons rappelées au début de ce chapitre, les paramètres ci-dessus permettent de présenter de façon satisfaisante le potentiel biotique des pucerons en tenant compte du nombre de descendants et du moment où ils sont produits.

Les données globales concernant la fécondité des pucerons sains sont présentées dans le tableau 1 ; la longévité de *M. persicae* sain à l'état adulte est de $38,2 \pm 1,0$ jours à 10 °C ; $34,8 \pm 1,8$ jours à 15 °C et $18,8 \pm 1,5$ jours à 20 °C. Les données détaillées sont présentées sur la figure 1 sous forme de courbes de mortalité, c'est-à-dire $(1 - l_x)$ d'une part et de natalité cumulée, c'est-à-dire $\sum m_x$, d'autre part. Les paramètres de la population saine de *M. persicae* ont été calculés d'après la méthode indiquée ci-dessus et sont présentés dans le tableau 2.

Nous confronterons rapidement nos résultats à ceux obtenus par d'autres auteurs à 20 °C constants, puisque c'est une température commune à tous les travaux. Notons que les valeurs de r , exprimées en femelles/femelle/semaine dans les articles originaux de Barlow et de Legay et De Reggi, sont transformées ci-dessous en femelles/femelle/jour. Legay et De Reggi (1964) trouvent à cette température $r = 0,30$ et $0,33$ sur fragments de feuilles de chou âgé et $r = 0,27$ et $0,19$ sur plantules de chou cultivées sur solution nutritive, montrant ainsi l'importance de la plante-hôte. Neitzel et Raeuber (1968) obtiennent $r = 0,29$ sur *Brassica napus* ssp. *rapifera* en liquide de Knopp et (1970) $r = 0,22$ sur *Solanum*. Tremblay et Souliotis (1974) observent $r = 0,335$ sur de jeunes plants de poivrons cultivés sur solution nutritive. L'ensemble de ces résultats est assez homogène et correspond à nos observations. Les valeurs de r obtenues n'en sont pas moins variables, conduisant à des évolutions de populations très différentes. Tous ces résultats ont été obtenus en Europe ; au Canada, Barlow (1962) sur feuilles de tabac coupées en solution nutritive trouve une valeur nettement plus forte $r = 0,45$; la comparaison avec nos données montre que cette différence est due à une vitesse de

TABLEAU 2

Statistiques démographiques des femelles virginipares aptères saines
de *Myzus persicae* Sulz. à trois températures constantes

Température	n	R_0	r	λ	T	T.D.	r'
10 °C	20	43,8	0,085	1,09	44,4	8,14	0,409
15 °C	20	66,9	0,202	1,22	20,8	3,44	0,484
20 °C	15	60,3	0,267	1,31	15,4	2,60	0,427

n = nombre d'aphides en expérience.

R_0 = taux net de reproduction (femelles/femelle/génération).

r = taux d'accroissement intrinsèque (femelles/femelle/jour).

λ = taux d'accroissement fini ou taux d'accroissement de la population par unité de temps (femelles/femelle/jour).

T = durée d'une génération (jours).

T.D. = temps de doublement de la population (jours).

r' = taux d'accroissement intrinsèque dans une échelle de temps physiologique (femelle/femelle/24 degrés-jours en-dessus de 5 °C).

développement beaucoup plus grande : T = 9,8 jours au lieu de 15,4 (Rabasse et Shalaby, 1979) alors que le taux net de reproduction est à peine plus élevé (R_0 = 69,8 au lieu de 60,3).

Les valeurs de r' que nous avons obtenues ne sont pas très constantes, variant de 0,41 à 0,49, contrairement à ce que Campbell et Mackauer (1977) trouvent dans la même gamme de températures sur *Acyrtosiphon pisum* Harris. Barlow (1962) et Neitzel et Raeuber (1968) ont travaillé sur *M. persicae* à des températures très variées, mais la réponse de r à la température semble moins linéaire que dans nos résultats. Barlow trouve toujours des valeurs de r supérieures aux nôtres et ce d'autant plus que la température est plus élevée (entre 10 et 20 °C). Neitzel et Raeuber, par contre, entre 15 et 23 °C observent une valeur de r relativement peu variable (0,23 à 0,28) et certainement pas linéaire sur une échelle de temps physiologique.

b) Evolution de la population parasitée :

La figure 1 montre que le parasitisme modifie les courbes de natalité cumulée beaucoup plus dans leur durée que dans leur allure. Présenter la comparaison entre sains et parasités sous la simple forme du rapport des fécondités totales est insuffisant. En effet, la descendance des parasités est produite tôt (en même temps que les premiers descendants des sains), elle a donc un effet sur l'évolution ultérieure de la population plus important que ne le laisserait simplement supposer son effectif.

Nous avons décrit ci-dessus l'évolution de la population saine par son paramètre r. Les mêmes calculs sont techniquement possibles à partir des données de longévité et fécondité des pucerons parasités ; Campbell et Mackauer (1975) les ont effectués pour *Aphidius smithi* S. et S. R. parasitant *Acyrtosiphon pisum* Harris. Malheureusement, la notion de taux d'accroissement intrinsèque, calculé pour des pucerons parasités,

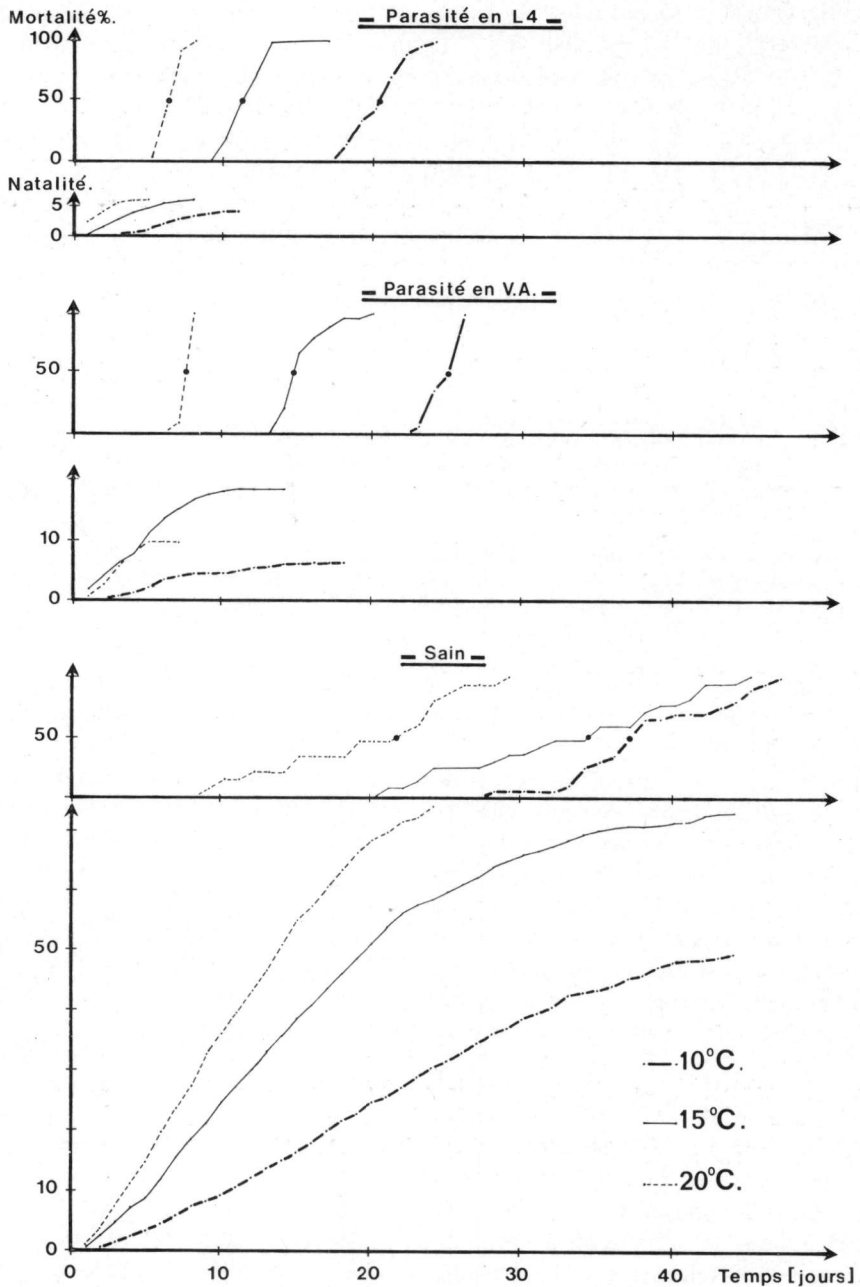


FIG. 1. — Fécondité et mortalité moyennes cumulées de *Myzus persicae* Sulz. (forme virginipare aptère) sain et parasité au début du quatrième stade larvaire ou du stade adulte par *Aphidius matricariae* Hal. à trois températures constantes : 10, 15 et 20 °C.

* Le jour origine des abscisses est celui où les aphides ont effectué leur mue imaginaire.

* La fécondité des pucerons parasités est celle des individus qui ont eu une descendance.

* La mort des individus parasités correspond à la momification.

devient très artificielle, puisqu'elle est sensée caractériser une population de pucerons qui, de génération en génération, seraient parasités au même stade. La comparaison des valeurs de r pour les pucerons sains et parasités ne nous semble donc pas satisfaisante.

Pour estimer l'effet du parasitisme, nous avons donc procédé au calcul suivant, qui a pour but de reconstituer la descendance d'un puceron après une intervention unique de parasite ou en son absence. Dans chaque cas (puceron parasité à un stade et à une température donnés), soit un individu arrivant au quatrième stade le jour origine, la moyenne des valeurs obtenues expérimentalement (fig. 1) nous donne pour chacun des jours suivants le nombre de ses nouveaux descendants $l'_x m'_x$, ainsi que son pourcentage de survie l'_x . A chacun des groupes de larves néonates ainsi constitués pour chaque jour, on applique de la même façon la loi de distribution dans le temps de la natalité $l_x m_x$ et de la survie l_x observées pour un individu sain nouveau-né dans les conditions considérées (fig. 1). Ces calculs sont faits progressivement pour chaque jour successif à partir du premier. Lorsque la descendance complète des larves néonates le jour x a été calculée, toutes les données nécessaires sont alors disponibles pour calculer la population ce jour (*). Pour que la comparaison soit possible, le même calcul a été effectué en partant d'un individu sain. Les populations que nous obtenons ainsi ont un effet de génération marqué (fig. 2). La population issue d'un individu sain a donc une évolution un peu moins rapide que dans l'hypothèse de l'équation (1) ; si nous calculons d'après cette équation (1) les valeurs de r pour la population ainsi obtenue entre les jours 20 et 120, nous trouvons : 0,084 à 10 °C ; 0,196 à 15 °C et 0,256 à 20 °C, valeurs légèrement inférieures à celles du tableau 2.

Le modèle ainsi construit est fait simplement pour servir de support au raisonnement, mais il n'est pas réaliste puisqu'il applique à une population des lois observées sur des individus isolés et qu'il fait abstraction de la plante-hôte. En outre, il fait appel à deux hypothèses simplificatrices :

- la mortalité larvaire d'origine interne est nulle,
- toutes les larves néonates, quel que soit l'âge de leur mère et qu'elle soit ou non parasitée, ont les mêmes potentialités. Bien que nous ne disposions pas de données pour *M. persicae*, il faut rappeler que pour Real (1955), chez *Aphis craccivora* Koch, l'âge de la mère influe sur la fécondité des descendants.

Un autre point mériterait discussion lorsqu'on s'intéresse à une population entière : nous avons choisi de comparer des individus de même âge arrivant ensemble au quatrième stade et sur qui le parasitisme agit à des moments différents ; dans une population, c'est à un moment donné qu'un parasite pond — ou non — dans tel ou tel stade du phytophage.

La figure 2 présente donc l'évolution dans le temps de ces descendance calculées en prenant pour origine la date d'arrivée du puceron au quatrième stade larvaire. Dans ces conditions, les individus parasités au quatrième stade donnent toujours les premiers descendants, surtout à 20 °C, avant de se faire dépasser par les autres. Le début des courbes présente la fécondité de la femelle de départ, puis montre un effet de génération manifeste, qui ne s'estompera que lorsque les générations deviendront

(*) Le programme de calcul, très simple, en basic, est disponible auprès des auteurs.

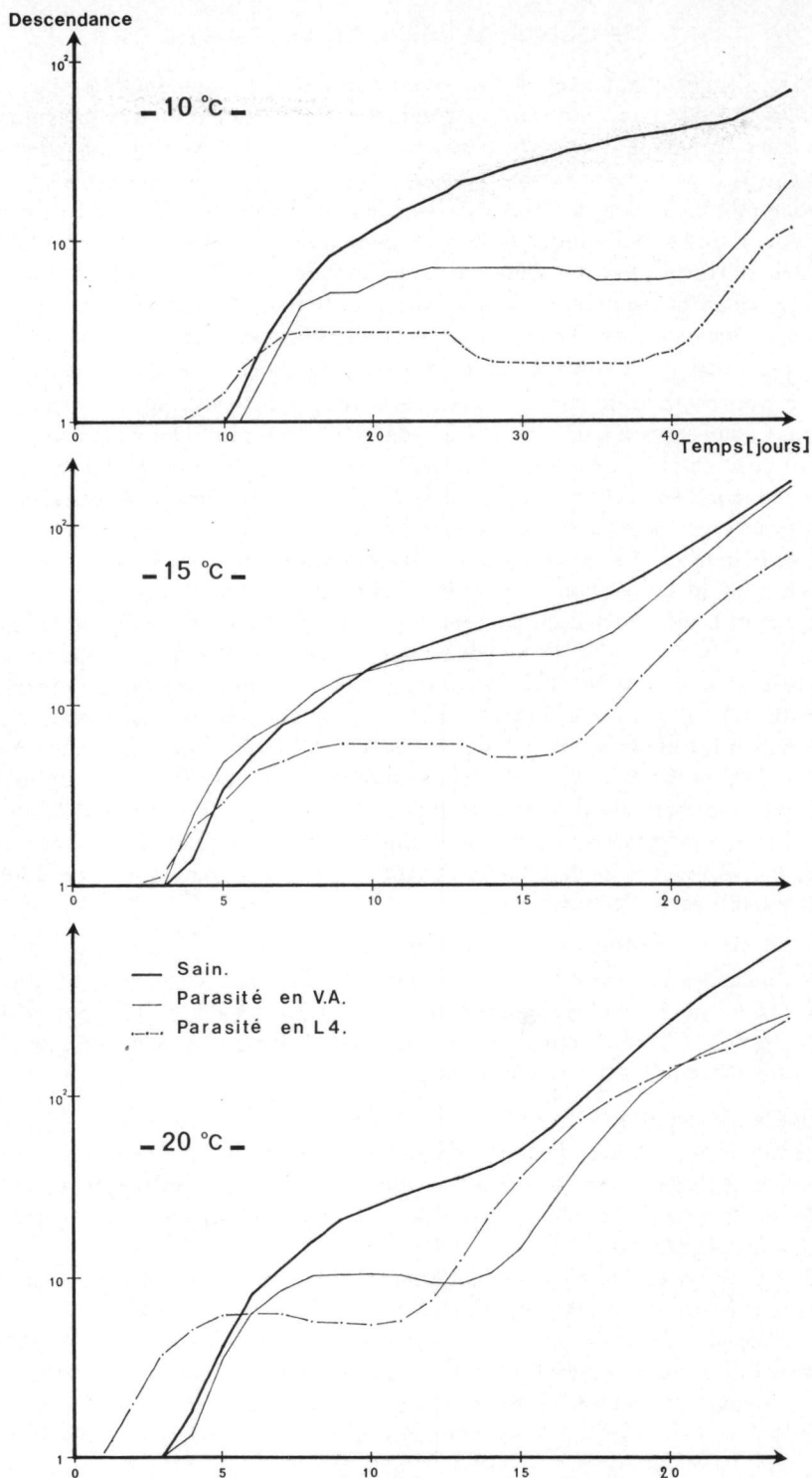


FIG. 2. — Descendance théorique ($\log(n+1)$) d'une femelle virginipare aptère de *Myzus persicae* Sulz. de même âge, saine ou parasitée par *Aphidius matricariae* Hal. au début du quatrième stade larvaire ou du stade adulte, à trois températures constantes.

* La méthode de construction de ces courbes est précisée dans le texte.

* Le jour origine des abscisses est celui où le puceron arrive au quatrième stade larvaire.

nettement chevauchantes. Les courbes étant, de plus, décalées les unes par rapport aux autres, il est difficile de tirer une conclusion d'ensemble de ces résultats. Il serait sans doute possible d'avoir une réponse simple en les comparant beaucoup plus loin dans le temps, lorsqu'elles seront bien linéarisées. Par exemple, la population obtenue, après 100 ou 120 jours à 15 °C, d'un puceron parasité au quatrième stade est de 32 p. 100 de celle d'un individu sain et, pour un individu parasité au stade adulte, de 79 p. 100. Ces résultats n'ont malheureusement pas grande valeur écologique. Ce qui paraît certain par contre, c'est que, dans la première approche d'une étude de population, il est toujours préférable d'assimiler un individu parasité et fécond à un individu sain qu'à un individu disparu, c'est-à-dire parasité aux jeunes stades ou tué par un prédateur avant le début de sa reproduction. Cette remarque est également valable lorsque l'on raisonne simplement en termes qualitatifs.

Discussion

La possibilité de reproduction chez les hôtes des Aphidiides a été souvent soulignée, au moins chez le groupe de genres : *Aphidius*-*Diaeretiella*-*Lysiphlebus*. Sur *Aphidius megourae* Stary, Stary (1966) signale une possibilité de reproduction de *Megoura viciae* Bckt. parasité aux troisième et quatrième stades larvaires ; l'adulte parasité, lui, se reproduit et meurt avant momification. De même, sur *Diaeretiella rapae* M'Int. parasitant *Brevicoryne brassicae* L. (Hafez, 1961), la reproduction commence au troisième stade parasité ; cependant, parmi les adultes parasités, seuls les ailés peuvent avoir une descendance. Par contre, chez *Lysiphlebus fabarum* Marsh. (Tremblay, 1964) sur *Aphis fabae* Scop., chez *Aphidius smithi* S. et S. R. sur *Acyrtosiphon pisum* Harris (Fox, Pass et Thurston, 1967) et chez *Aphidius matricariae* Hal. sur *Myzus persicae* Sulz. (Vevai, 1942), seuls les adultes et les larves de quatrième stade sont capables, lorsqu'ils sont parasités, de fournir une descendance. L'ordre de grandeur des fécondités totales est, comme dans nos résultats : 10 p. 100 de la fécondité des individus sains pour les pucerons parasités au quatrième stade et 20 p. 100 pour ceux parasités au stade adulte. Enfin, il est certain comme Campbell et Mackauer (1975) l'ont précisé à l'état adulte, que la descendance varie selon le moment dans le stade où pond le parasite.

Nous avons essayé de montrer plus haut que le rôle joué par un puceron parasité tardivement était certainement très différent de celui d'un individu parasité pendant les trois premiers stades et qu'il se rapprochait davantage de celui d'un individu sain.

Un autre problème est d'apprécier l'importance pour la population de cette possibilité de pondre qu'ont certains pucerons parasités. En d'autres termes, il s'agit de connaître l'erreur commise lorsque, observant une population, on assimile implicitement toutes les momies à des individus ayant le même poids pour le devenir de la population, c'est-à-dire morts sans descendance. Nous ne disposons pas actuellement de données sur le pourcentage de tel ou tel stade effectivement parasité au champ. Mais nous savons par exemple qu'en serre, sur aubergine à Antibes, nous trouvons fréquemment des populations de momies dont 60 p. 100 présentent des caractères larvaires et 40 p. 100 les caractères (notamment la cauda) de l'adulte. Or, d'autres essais (Rabasse et Shalaby, 1979) nous ont montré que les pucerons parasités au premier stade ainsi que 50 à 80 p. 100 de ceux parasités au deuxième donnaient des momies à

caractères larvaires, tandis que 20 à 50 p. 100 de ceux parasités au deuxième stade ainsi que ceux parasités aux stades suivants donnaient des momies à cauda d'adulte. Enfin, dans une population de *M. persicae* en pleine croissance, les jeunes stades offerts au parasitisme sont beaucoup plus abondants que les stades plus âgés. Dans les conditions précisées plus haut, nous observons par exemple couramment moins de 10 p. 100 de virginipares aptères dans les colonies.

Bien que des expériences plus convaincantes manquent encore, l'ensemble de ces remarques nous font considérer comme probable que, au niveau de la population, la descendance des pucerons parasités joue un rôle négligeable. Dans ces conditions l'assimilation de toutes les momies à des morts sans descendance constituerait une bonne approximation dans les études de dynamique des populations d'aphides.

Reçu pour publication en juillet 1979.

Summary

Fecundity of Myzus persicae Sulz. (Hom., Aphididae)
in relation with the effect of its primary parasite,
Aphidius matricariae Hal. (Hym., Aphidiidae)

The age specific fecundity and survival (fig. 1) of apterous green peach aphid, healthy and parasitized by *A. matricariae* were studied at three constant temperatures : 10, 15 and 20 °C. Aphid individuals were always fed on egg-plant leaf discs. Results obtained can be summarized as follows :

1) The highest rate of parturition (66.9 ± 2.6 nymphs/female) was obtained at 15 °C, while rearing at 10 °C induced the lowest number of offspring (43.9 ± 2.2 nymphs/female) (table 1). An opposite relationship was found between temperature and the adult life-span of healthy *M. persicae* (38.2 ± 1.0 days at 10 °C, 34.8 ± 1.8 at 15 °C, and 18.8 ± 1.5 at 20 °C).

2) Parasitism on the first two instars, at the three temperatures, prevented completely parturition, while the aphids parasitized at the beginning of the third nymphal instar rarely procreated. A certain percentage of aphids were able to reproduce when parasitized at the beginning of the fourth instar (56, 90 and 95 p. 100 at 10, 15 and 20 °C, respectively), and, within those reproducing females, the total number of offspring per female, at the three temperatures, was only about 9 p. 100 of those of the healthy aphids. Aphids parasitized at the beginning of the adult stage procreated more than those parasitized in the preceding instar (about 15 p. 100 of the healthy individuals at 10 and 20 °C, but about 27 p. 100 in the case of 15 °C).

3) Demographic statistics were estimated for the healthy aphids (table 2), but appeared not to be suitable for comparison with parasitized insects. So a simple model was made in order to build up, at the different temperatures, the progeny of an aphid attacked by its parasite in the last stages, or not (fig. 2).

4) Finally, it is assumed that, as to its progeny, an aphid parasitized in the fourth or adult stage is near to a healthy one. But, this situation being rare in a natural population, for a rough approximation, all mummies can be put in the same category as aphids dead without offspring.

Références bibliographiques

- BARLOW C. A., 1962. The influence of temperature on the growth of experimental populations of *Myzus persicae* (Sulzer) and *Macrosiphum euphorbiae* (Thomas) (Aphididae). *Can. J. Zool.*, **40**, 145-156.
- BIRCH L. C., 1948. The intrinsic rate of natural increase of an insect population *J. anim. Ecol.*, **17**, 15-26.
- CAMPBELL A., MACKAUER M., 1975. The effect of parasitism by *Aphidius smithi* (Hymenoptera : Aphidiidae) on reproduction and population growth of the pea aphid (Homoptera : Aphididae). *Can. Entomol.*, **107**, 919-926.

- CAMPBELL A., MACKAUER M., 1977. Reproduction and population growth of the pea aphid (*Homoptera* : *Aphididae*) under laboratory and field conditions. *Can. Entomol.*, **109**, 277-284.
- FOX P. M., PASS B. C., THURSTON R., 1967. Laboratory studies on the rearing of *Aphidius smithi* (*Hymenoptera* : *Braconidae*) and its parasitism of *Acyrtosiphon pisum* (*Homoptera* : *Aphididae*). *Ann. entomol. Soc. Am.*, **60**, 1083-1087.
- FRAZER B. D., 1972. Life tables and intrinsic rates of increase of apterous black bean aphids and pea aphids, on broad bean (*Homoptera* : *Aphididae*). *Can. Entomol.*, **104**, 1717-1722.
- HAFEZ M., 1961. Seasonal fluctuations of population density of the cabbage aphid *Brevicoryne brassicae* (L.) in the Netherlands, and the role of its parasite, *Aphidius* (*Diaeretiella*) *rapae* (Curtis). *T. Pl. Ziekten*, **67**, 445-548.
- HUGHES, R. D., 1973. Computer simulations of aphid populations. *Bull. ent. Soc. N. Z.*, **2**, 85-91.
- JOHNSON B., 1959. Effect of parasitization by *Aphidius platensis* Brethes on the developmental physiology of its host, *Aphis craccivora* Koch. *Entomol. Exp. Appl.*, **2**, 82-99.
- JOURDHEUIL P., 1960. Influence de quelques facteurs écologiques sur les fluctuations de population d'une biocénose parasitaire : Etude relative à quelques Hyménoptères (*Ophioninae*, *Diospilinae*, *Euphorinae*) parasites de divers Coléoptères inféodés aux Crucifères. *Ann. Epiphyties*, **11**, 445-660.
- LEGAY J. M., DE REGGI L., 1964. Longévité et fécondité chez *Myzus persicae* Sulzer élevé au laboratoire. *Bull. Soc. Linn. Lyon*, **7**, 256-263.
- MESSENGER P. S., 1964a. Use of life tables in a bioclimatic study of an experimental aphid-braconid wasp host-parasite system. *Ecology*, **45**, 119-131.
- MESSENGER P. S., 1964b. The influence of rhythmically fluctuating temperatures on the development and reproduction of the spotted alfalfa aphid, *Therioaphis maculata*. *J. Econ. Entomol.*, **57**, 71-76.
- NEITZEL K., RAUEBER A., 1968. Oekologische untersuchungen an aphiden. I. Ueber die temperaturverträglichkeit virginoparer *Myzus persicae* bei konstanten temperaturen auf kohlrueben. *Entomol. exp. appl.*, **11**, 115-132.
- NEITZEL K., RAUEBER A., 1970. Oekologische untersuchungen an aphiden. II. Ueber die fortpflanzungspotenz von *Myzus persicae* (Sulz.) und *Aphis nasturtii* (Kaltenbach) auf Kartoffeln. *Beitr. Entomol.*, **20**, 173-182.
- RABASSE J. M., SHALABY F. F., 1979. Laboratory studies on the development of *Myzus persicae* Sulz. (Hom., *Aphididae*) and its primary parasite, *Aphidius matricariae* Hal. (Hym., *Aphidiidae*) at constant temperatures. (sous presse).
- REAL P., 1955. Le cycle annuel du puceron de l'arachide (*Aphis leguminosae* Theob.) en Afrique noire française et son déterminisme. *Rev. Path. Veg. Ent. Agr. Fr.*, **34**, 3-122.
- ROBERT Y., RABASSE J. M., 1977. Rôle écologique de *Digitalis purpurea* dans la limitation naturelle des populations du puceron strié de la pomme de terre *Aulacorthum solani* par *Aphidius urticae* dans l'Ouest de la France. *Entomophaga*, **22**, 373-382.
- SHALABY F. F., RABASSE J. M., 1979. On the biology of *Aphidius matricariae* Hal. (Hymenoptera, *Aphidiidae*), parasite on *Myzus persicae* (Sulz.) (Homoptera, *Aphididae*). *Moshtohor, Annals of Agricultural Science*, **11** (sous presse).
- SCHLINGER E. I., MACKAUER M., 1963. Identity, distribution and hosts of *Aphidius matricariae* Haliday, an important parasite of the green peach aphid, *Myzus persicae* (Hymenoptera : *Aphidiidae* — *Homoptera* : *Aphidoidea*). *Ann. Ent. Soc. Am.*, **56**, 648-652.
- STARY P., 1966. Aphid parasites of Czechoslovakia. Academia, Prague et Junk, La Haye, 242 p.
- TREMBLAY E., 1964. Ricerche sugli imenotteri parassiti. I. Studio morfobiologico sul *Lysiphlebus fabarum* (Marshall) (Hymenoptera : *Braconidae* : *Aphidiinae*). *Boll. Lab. Ent. agr. «Filippo Silvestri»*, **22**, 1-122.
- TREMBLAY E., IACCARINO F. M., 1971. Notizie sull'ultrastruttura dei trofociti di *Aphidius matricariae* Hal. (Hymenoptera : *Braconidae*). *Boll. Lab. Ent. Agr. «Filippo Silvestri»*, **29**, 305-313.
- TREMBLAY E., SOULIOTIS C., 1974. Saggio su un indice bioclimatico per il *Myzus persicae* (Sulz.) (Homoptera, *Aphidoidea*). *Bol. lab. Ent. agr. «Filippo Silvestri»*, **31**, 109-120.
- VEVAI E. J., 1942. On the bionomics of *Aphidius matricariae* Hal., a braconid parasite of *Myzus persicae* Sulz. *Parasitology*, **34**, 141-151.

Recherches écologiques
sur les pucerons *Aulacorthum solani* Kltb.,
***Macrosiphum euphorbiae* Thomas et *Myzus persicae* Sulz.**
dans l'Ouest de la France. III. — Importance du parasitisme
par Hyménoptères *Aphidiidae* et par *Entomophthora*
sur pomme de terre

Y. ROBERT

Laboratoire de Recherches de la Chaire de Zoologie,
Centre de Recherches de Rennes, I.N.R.A.
65, rue de Saint-Brieuc
F-35042 Rennes Cedex

Résumé

L'évolution du parasitisme par *Aphidiidae* et *Entomophthora* affectant *A. solani*, *M. persicae* et *M. euphorbiae* a été suivie sur quelques populations se développant sur pomme de terre en Bretagne.

Le taux de momies et leur précocité sont toujours plus grands chez *A. solani* et *M. persicae* que chez *M. euphorbiae* ; les mycoses apparaissent dès l'implantation des populations par les ailés de contamination et si aucune épizootie n'a été observée, leur taux peut néanmoins atteindre plus de 15 p. 100 fin juin, *M. euphorbiae* semblant la plus susceptible.

Par dissection il est montré en revanche que les hyménoptères sont présents dès le début de la multiplication des pucerons début juin et que la ponte des œufs se poursuit pendant toute la saison, *M. persicae* étant plus attaqué qu'*A. solani*. Le parasitisme n'affecte pas la distribution verticale de *M. persicae* sur les plantes ; en revanche il n'en est pas de même pour *A. solani*. De la même manière, chez ces deux espèces qui se localisent de préférence sur les feuilles inférieures, les momies de *M. persicae* s'accumulent sur cet étage mais celles d'*A. solani* sur l'étage moyen. Enfin le parasitisme affecte les formes ailées, nymphes et adultes, mais à un moindre titre que les formes aptères.

Introduction

Les auteurs de recherches sur les pucerons de la pomme de terre ont toujours considéré que les Hyménoptères parasites ne jouent qu'un rôle très réduit dans la limitation de leurs populations ; ces derniers, en effet, sont peu nombreux tout au long de la saison de culture (Heathcote, 1972 ; Doncaster et Gregory, 1948 ; Shands, Simpson et Gordon, 1972) et leur arrivée est en général beaucoup trop tardive (Dunn, 1949) pour pouvoir entraver sérieusement le déroulement d'une gradation. Il n'en est

pas de même des champignons parasites (*Entomophthora* sp.) responsables d'épizooties spectaculaires, en particulier sur *Macrosiphum euphorbiae* Thomas et *Myzus persicae* Sulz. dans l'Etat du Maine (U. S. A.) (Shands, Simpson et Hall, 1963 ; Shands *et al.*, 1972).

Les méthodes d'évaluation de l'impact des parasites ont été le plus souvent basées sur l'évolution du pourcentage de momies non écloses (Shands *et al.*, 1965 ; Sullivan et van den Bosch, 1971) et d'individus mycosés au sein des populations totales, et, de ce fait, elles apparaissent discutables : pour van Emden (1963), l'augmentation de ce pourcentage entre deux prises d'échantillons reflète l'accumulation progressive des momies pleines au fur et à mesure de leur formation et non le nombre réel de parasites formés pendant cette période. A un moindre titre, ce raisonnement s'applique aussi au pourcentage de pucerons mycosés (Dean et Wilding, 1971). Néanmoins, il est possible, par ce moyen, d'obtenir rapidement une bonne indication sur le degré de parasitisme apparent, surtout lorsque les températures sont suffisamment élevées pour favoriser une éclosion rapide des momies. Une autre méthode a été appliquée lors des recherches entreprises sur *M. persicae* dans le cadre du Programme biologique international (P. B. I.) (Anon., 1970 ; Hughes, 1972) et repose sur les travaux effectués par ce dernier auteur sur *Brevicoryne brassicae* (L.) : elle consiste à estimer le nombre de pucerons tués (nombre de momies apparues) pendant le temps nécessaire au développement d'un stade d'aphide. Une dernière méthode, enfin, consiste à disséquer un certain nombre de pucerons pour rechercher les parasites présents dans la cavité abdominale à différents stades (œufs, larves) : cette approche du problème, combinée à une étude de la structure démographique des populations aphidiennes, nous apparaît comme l'une des plus intéressantes, bien que contraignante, à condition que la biologie et l'écologie des insectes étudiés soient connues (Hodek, Hagen et van Emden, 1972) ; elle permet, entre autres, de se rendre compte très rapidement au cours de la saison, de l'arrivée des parasites au sein des populations d'aphides.

En Bretagne, le développement des populations de pucerons est en général plutôt faible et il apparaît que les parasites (insectes et champignons) agissent comme des facteurs de limitation naturelle efficaces, à la fois par leur nombre et par la précocité de leurs attaques (Robert Rabasse et Rouze-Jouan, 1972 ; Robert, Rabasse et Scheltes, 1973 ; Rabasse et Brunel, 1977). Il a été montré précédemment (Robert et Rabasse, 1977 ; Robert et Rouze-Jouan, 1978) que, depuis 1967, les captures d'ailés de chacune des trois espèces de pucerons vivant sur pomme de terre, *Aulacorthum solani* Kltb., *M. euphorbiae* et *M. persicae* ont été relativement peu importantes (sauf en 1970) et qu'en particulier, en juillet, le vol de dissémination a été souvent négligeable, surtout quand le niveau de contamination initiale était élevé. La dissection des ailés révélait fréquemment la présence d'œufs et de larves d'Hyménoptères parasites. Nous avons déjà précédemment cité les quatre principales espèces de parasites attaquant le plus souvent les pucerons sur pomme de terre, *Aphidius picipes* Nees, *A. ervi* Hal., *A. matricariae* Hal. et *A. urticae* Hal. (Robert et Rabasse, 1977) ; nous analyserons ultérieurement la part respective qu'ils peuvent prendre dans la limitation naturelle des populations aphidiennes ainsi que celle des Hyménoptères hyperparasites (Rabasse et Robert, en prép.).

Cette note a pour but de montrer comparativement l'importance du parasitisme (insectes et champignons) au sein de quelques populations de chacune des trois espè-

ces de pucerons, au cours de la saison de culture, en insistant sur la distribution verticale de ce parasitisme et son rôle au niveau de certains éléments de la structure démographique.

Matériel et méthodes

Les études ont été conduites en plusieurs localités de Bretagne, 56-Moustoir-Remungol, 29-N-Pleyber-Christ, 29-S-Rosporden, dans des champs d'essais de pomme de terre *Bintje*.

Dans un article précédent sur l'évolution spatio-temporelle des populations d'*A. solani*, *M. euphorbiae* et *M. persicae* sur différents étages foliaires de la pomme de terre (Robert, 1979), nous avons précisé le protocole adopté. Rappelons simplement que la structure démographique des populations de pucerons, récoltés dans des échantillons bihebdomadaires de deux cent quatre-vingt-huit feuilles, est analysée puis tous les individus disséqués systématiquement à partir du troisième stade larvaire : les deux premiers stades larvaires ont été laissés de côté car chez *M. persicae* en particulier, leur taille est trop faible pour que des dissections rapides puissent fournir des résultats sûrs. Les différents stades de parasites (œufs embryonnés, larves) sont notés en fonction du stade et de la forme du puceron, les momies dénombrées et les espèces de parasites déterminées après éclosion. De la même manière, les stades de pucerons mycosés et les espèces d'*Entomophthora* en cause sont précisés.

Les résultats seront toujours exprimés en nombre d'individus sains ou parasités récoltés dans l'échantillon total de deux cent quatre-vingt-huit feuilles ($3 \times 32 \times 3$) de pommes de terre et non pas pour cent feuilles comme c'est souvent le cas. Les parasites (Insectes et Champignons) feront ultérieurement l'objet d'une analyse spécifique plus poussée.

Résultats

Nous analyserons l'évolution du taux de parasitisme d'abord à travers le pourcentage de momies et de pucerons mycosés dans les populations totales et, ensuite, à travers celui des pucerons trouvés parasités à la dissection ; ensuite, la distribution verticale des pucerons parasités par œuf et larve sera comparée avec celle des pucerons sains et des momies ; enfin nous montrerons l'incidence du parasitisme sur les nymphes, futurs ailés de dissémination.

I. — Evolution globale du parasitisme

1. — Taux de momies et de pucerons mycosés.

Dans le tableau 1 ont été reportés les pourcentages de momies et de pucerons mycosés des trois espèces dont les populations ont été étudiées à Rosporden en 1967, 1968 et 1969, à Pleyber-Christ en 1967 et à Moustoir-Remungol en 1969. Les remarques suivantes peuvent être faites :

● Momies.

En moyenne, les premières momies n'apparaissent pas avant le 12 juin soit environ un mois après la levée des plantes, sauf à Rosporden en 1967, où un ailé d'*A. solani*, sans doute parasité sur son hôte d'hivernation avant de s'envoler pour conta-

TABLEAU 1

Pourcentage de momies et d'individus mycosés dans les populations d'*A. solani*, *M. persicae* et *M. euphorbiae* à Pleyber-Christ et Rosporden en 1967, Rosporden en 1968 et Rosporden et Moustoir-Remungol en 1969

Date		24.5	29.5	1.6	5.6	8.6	12.6	15.6	19.6	22.6	26.6	29.6	3.7	6.7	10.7	13.7	17.7	20.7	24.7
Pleyber-Christ 1967	Espèce	<i>A. solani</i>																	
	N. total.....	22	20	10	57	57	83	48	51	58	83	92	120	—	57	—	17	21	9
	p. 100 momies						3,6	10,4	7,8	10,3	4,8	2,2	6,7 ^a	—	15,8	—	5,9	9,5	55,6
	p. 100 mycosés			20,0	7,0	3,5		12,5		5,2	1,2		1,7 ^a	—	—	—		9,5	
	Espèce	<i>M. persicae</i>																	
	N. total.....	6	18	9	51	84	98	105	86	207	347	487	563	—	595	—	654	467	294
	p. 100 momies						5,1	3,8	1,2	4,8	2,6	1,4	3,0	—	6,6	—	6,4	6,2	10,9
	p. 100 mycosés		13,3	22,2	2,0		2,0	0,9	3,5		0,6	0,4	1,6	—	0,8	—	2,3	1,5	2,0
	Espèce	<i>M. euphorbiae</i>																	
	N. total.....	1	1	1	9	6	8	18	61	38	140	71	165	—	234	—	226	61	34
	p. 100 momies									2,6	2,9	2,8	1,2	—	9,4	—	3,5	26,2	47,1
	p. 100 mycosés				11,1					0,7	0,7	1,4	4,8	—	1,3	—	2,6	9,8	2,9
Rosporden 1967	Espèce	<i>A. solani</i>																	
	N. total.....	62	104	125	203	273	236	210	301	146	158	201	77						
	p. 100 momies				0,5		0,4	5,7	6,3	8,9	6,3	8,9	16,9						
	p. 100 mycosés	1,6	1,9	8,8	5,9	3,7	3,8	5,7	2,3	2,7	1,9	1,5	2,6						
	Espèce	<i>M. persicae</i>																	
	N. total.....	13	6	18	63	61	69	111	206	217	216	243	279						
	p. 100 momies						1,4	4,5	1,9	2,8	4,2	7,4	7,5						
	p. 100 mycosés									0,9	1,4	1,6	1,4						
	Espèce	<i>M. euphorbiae</i>																	
	N. total.....						11	20	52	67	142	251	281						
	p. 100 momies											0,4	3,2						
	p. 100 mycosés								1,9			0,8	2,1						
Rosporden 1968	Date				6.6	10.6	13.6	17.6	20.6	24.6	27.6								
	Espèce	<i>A. solani</i>																	
	N. total.....				197	253	240	262	215	183	222								
	p. 100 momies						0,8		2,3	4,4	2,7								
	p. 100 mycosés				1,0	3,9	2,0	0,8	2,8	2,2	9,0								
	Espèce	<i>M. persicae</i>																	
	N. total.....				223	259	299	345	207	160	253								
	p. 100 momies						6,0	4,9	6,8	10,6	7,9								
	p. 100 mycosés				2,2	1,5	2,7	0,9	1,4	4,4	9,9								
	Espèce	<i>M. euphorbiae</i>																	
	N. total.....				51	22	72	95	208	674	423								
	p. 100 momies							1,0		0,1	0,2								
	p. 100 mycosés						2,8		1,4	6,4	15,4								
Rosporden 1969	Date		28.5	2.6	5.6	9.6	12.6	16.6	19.6	23.6	26.6	30.6							
	Espèce	<i>A. solani</i>																	
	N. total.....		250	161	216	444	582	512	347	194	124								
	p. 100 momies					1,1	2,2	6,0	4,0	10,8	18,6								
	p. 100 mycosés		2,4	1,9	1,8	2,9	1,7	1,4	1,7	4,1	8,9								
	Espèce	<i>M. persicae</i>																	
	N. total.....		18	13	14	37	67	97	72	63	78								
	p. 100 momies					2,7		3,1	1,4	4,8	11,5								
	p. 100 mycosés								4,2	1,6	6,4								
	Espèce	<i>M. euphorbiae</i>																	
	N. total.....		1	1	4	8	43	76	81	92	130								
	p. 100 momies									4,3	0,8								
	p. 100 mycosés									3,3	16,1								

TABLEAU 1 (suite)

	Date	28.5	2.6	5.6	9.6	12.6	16.6	19.6	23.6	26.6	30.6						
Moustoir-Remungol 1969	Espèce																
	N. total.....			141	135	184	477	307	—	362	278	159					
	p. 100 momies			0,7				2,6	—	5,0	7,2	8,2					
	p. 100 mycosés			4,2	3,7	2,2	0,4	1,6	—	5,0	4,3	8,8					
	Espèce																
	N. total.....			12	9	12	35	54	—	61	99	72					
	p. 100 momies								—	4,9	9,1	6,9					
	p. 100 mycosés				11,1	8,3		1,8	—	3,3	1,0	2,8					
	Espèce																
	N. total.....			9	8	23	15	28	—	43	51	22					
	p. 100 momies											4,5					
	p. 100 mycosés							3,6	—	2,3	9,8						

miner la parcelle de pomme de terre, s'est transformé en momie vers le 5 juin et à Moustoir-Remungol en 1969, où, à la même date, une larve de quatrième stade est trouvée momifiée.

Le pourcentage de momies par rapport aux populations totales est assez élevé dès le début de la saison aussi bien pour *A. solani* que pour *M. persicae* et il se maintient ainsi au moins jusqu'à la fin de juin, laissant supposer que l'action des parasites intervient tôt dans la saison, qu'elle est assez intense et qu'elle se poursuit uniformément pendant assez longtemps sur des populations d'importance variable mais en général peu abondantes. Le pourcentage est en revanche plus faible pour *M. euphorbiae* à la même époque et les premières momies apparaissent d'ailleurs beaucoup plus tardivement que pour les deux autres espèces de pucerons.

Pour pouvoir établir des comparaisons avec les résultats d'autres auteurs, nous avons calculé les pourcentages moyens de pucerons momifiés et mycosés dans les populations totales du début des prélèvements jusqu'au début de juillet (tabl. 2) :

TABLEAU 2

Pourcentage moyen de momies et de pucerons mycosés dans des populations d'*A. solani*, de *M. persicae* et de *M. euphorbiae* pendant le mois de juin en 1967, 1968, 1969 à Pleyber-Christ, Rosporden et Moustoir-Remungol

	<i>A. solani</i>			<i>M. persicae</i>			<i>M. euphorbiae</i>		
	Nombre total pucerons	% moyen momies	% moyen mycosés	Nombre total pucerons	% moyen momies	% moyen mycosés	Nombre total pucerons	% moyen momies	% moyen mycosés
Pleyber 1967	701	4,6	2,9	2 057	2,6	1,2	519	1,7	2,1
Rosporden 1967	2 096	4,1	3,6	1 502	4,3	0,9	824	1,2	0,8
Rosporden 1968	1 572	1,3	3,2	1 746	4,9	3,1	1 545	0,2	7,3
Rosporden 1969	2 830	3,8	2,4	459	3,7	2,0	436	1,1	5,5
Moustoir-Remungol 1969	2 043	2,9	3,2	354	4,8	2,3	199	0,5	3,5

les différences de taux moyens entre espèces et années apparaissent ainsi plus clairement mais ce ne sont évidemment que des indications de tendance ; l'observation la plus intéressante est que le taux de parasitisme, dans ce cas, ne semble pas tributaire de la taille des populations-hôtes mais plutôt de l'espèce de puceron attaquée.

● *Pucerons mycosés.*

L'apparition des pucerons mycosés est très précoce : en effet, une grande majorité des ailés de contamination meurent naturellement de mycose sur les feuilles après avoir pondu un certain nombre de larves ; l'inoculum de départ, favorisé par une humidité souvent élevée est donc présent très tôt et il se maintient pendant toute la saison. Il faut cependant noter quelques différences entre espèces : *A. solani* est en général parasité le plus tôt et le taux de mycose qui l'affecte persiste tout au long de la saison sans beaucoup varier ; *M. persicae* est atteint plus tard, de même que *M. euphorbiae*, mais le taux de mycose chez cette dernière espèce peut augmenter jusqu'à atteindre des valeurs importantes dès la fin de juin (15,4 p. 100 en 1968 ; 16,1 p. 100 en 1969 à Rosporden).

2. — *Taux de parasitisme à la dissection.*

La dissection de tous les individus à partir du troisième stade, pour rechercher la présence des formes des parasites (œufs embryonnés et larves de différents stades) a été effectuée intégralement sur les populations de Rosporden de 1967, 1968 et 1969 dont la structure démographique a été établie parallèlement. Elle a permis de suivre l'évolution de chacune de ces formes parasitaires en fonction des stades et des formes des pucerons. Les résultats relatifs aux parasites sont rapportés globalement ici, dans les figures 1, 2 et 3 et ils appellent trois remarques qui, du point de vue de la dynamique des populations d'aphides, apparaissent déjà comme très importantes :

● Dès le début de la contamination des parcelles et de la multiplication des aptères, les Hyménoptères sont présents puisqu'*A. solani* et *M. persicae* sont trouvés porteurs d'œufs et de larves de parasites dès la fin mai ; *M. euphorbiae*, lui, est parasité dès que ses populations commencent à se développer, plus tardivement dans la saison. Cette remarque laisse supposer que le moment initial où les pucerons sont attaqués ne dépend pas de leur densité mais est fonction ou bien d'une hibernation à l'état adulte avec reprise d'activité précoce, ou bien d'une production de parasites très précoce sur les hôtes d'hibernation, comme nous l'avons montré antérieurement pour *A. solani* (Robert et Rabasse, 1977) : lorsque les parasites arrivent sur la culture, ils sont apparemment capables de trouver leurs hôtes même lorsque la densité de ceux-ci est largement inférieure à un par feuille.

● Globalement, le développement des populations des trois espèces reste toujours faible puisque, sauf en 1969 pour *A. solani* et en 1968 pour *M. euphorbiae*, le nombre moyen de pucerons, sur tous étages de feuilles confondus, ne dépasse pas un individu par feuille. Pourtant, les taux de parasitisme peuvent atteindre 50 p. 100 et des différences entre espèces se manifester, *M. persicae* étant en général le plus atteint : en 1968, en particulier, alors que ses populations sont comparables à celles d'*A. solani*, le pourcentage d'individus parasités est au moins deux fois plus élevé.

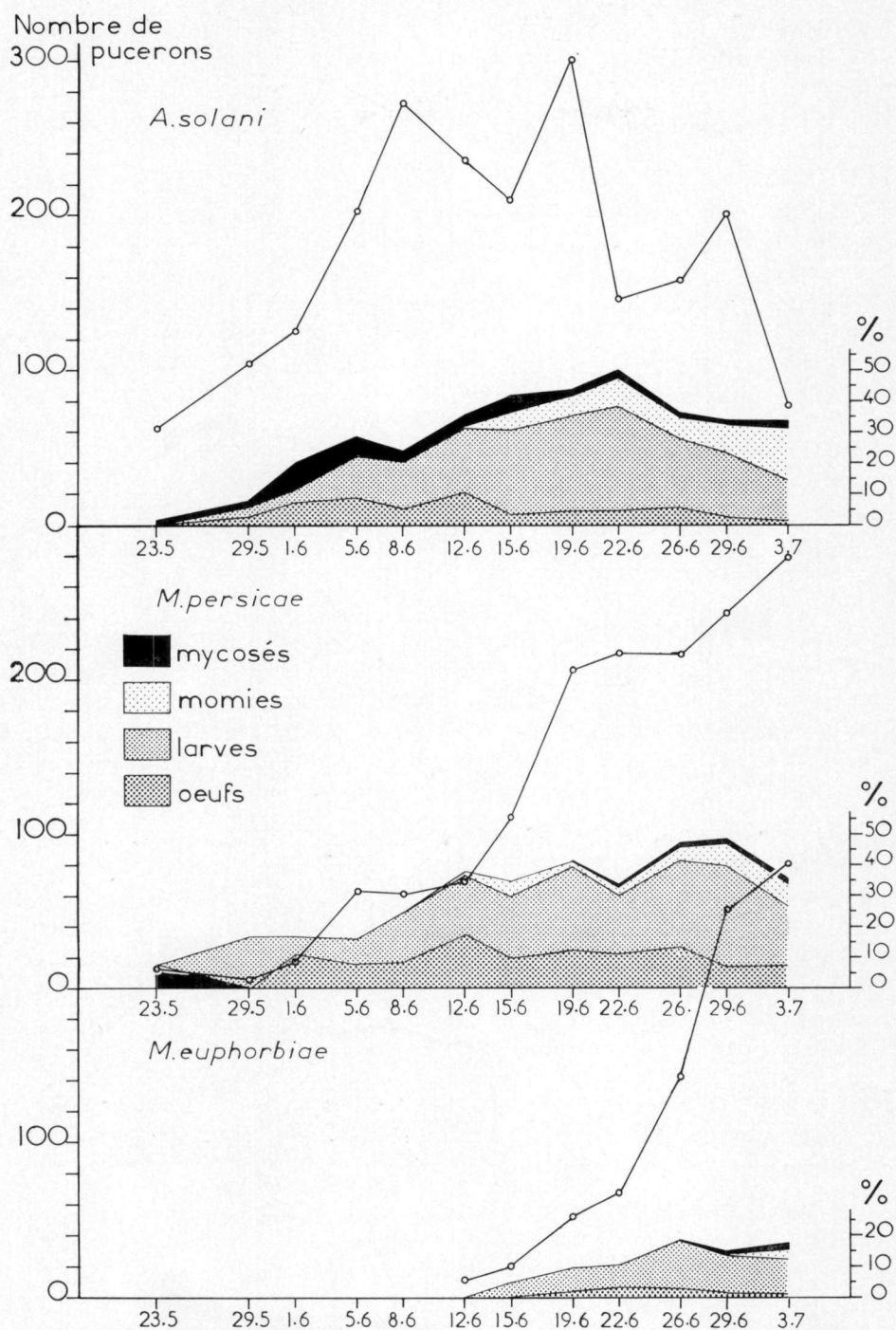


FIG. 1. — Evolution des populations d'*A. solani*, *M. persicae* et *M. euphorbiae*, récoltées dans un échantillon de deux cent quatre vingt huit feuilles de pomme de terre Bintje, et du pourcentage d'individus trouvés porteurs d'œuf et de larve à la dissection, d'individus momifiés et mycosés, à Rosporden en 1967.

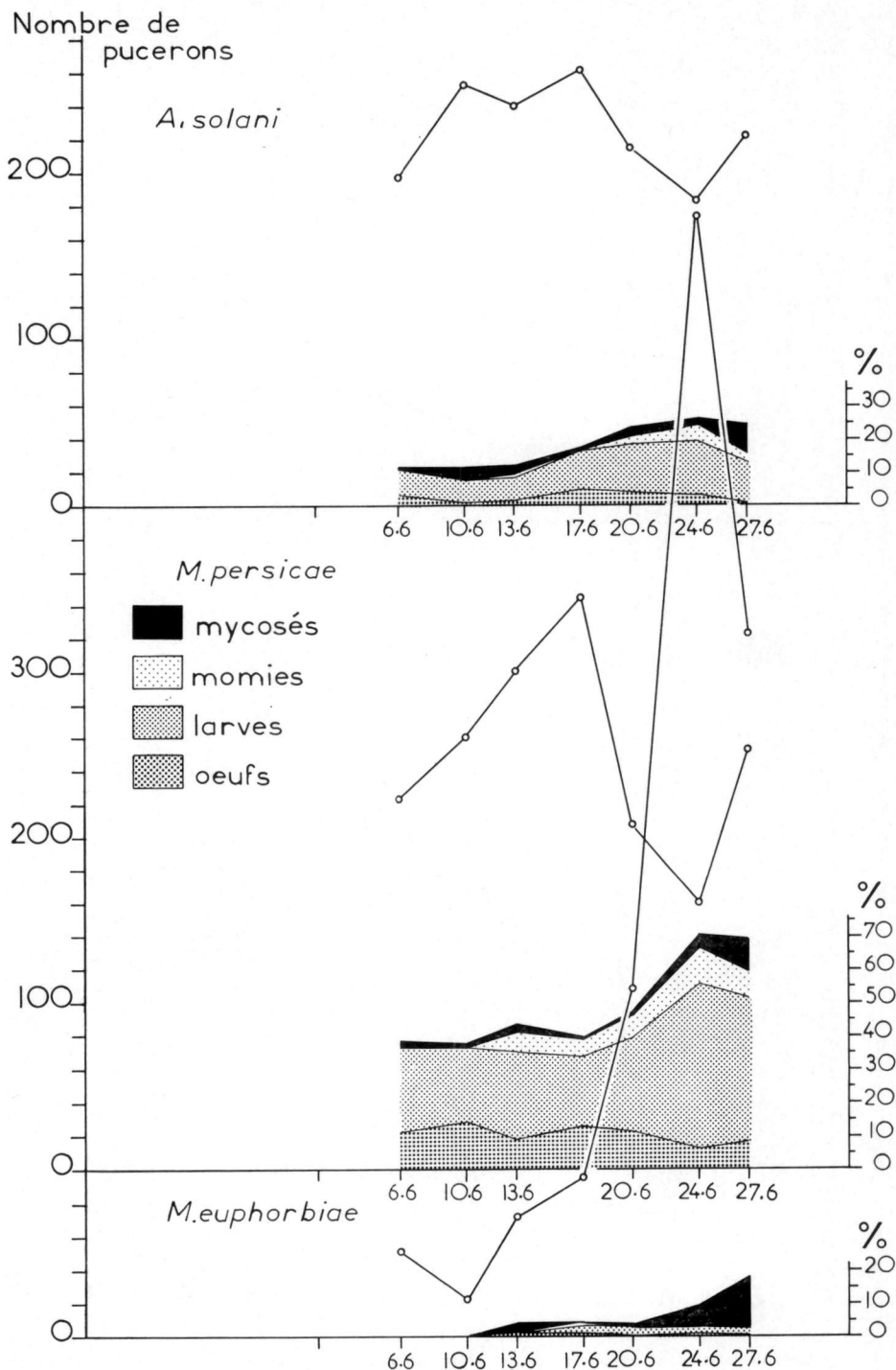


FIG. 2. — Id. fig. 1 à Rosporden en 1968.

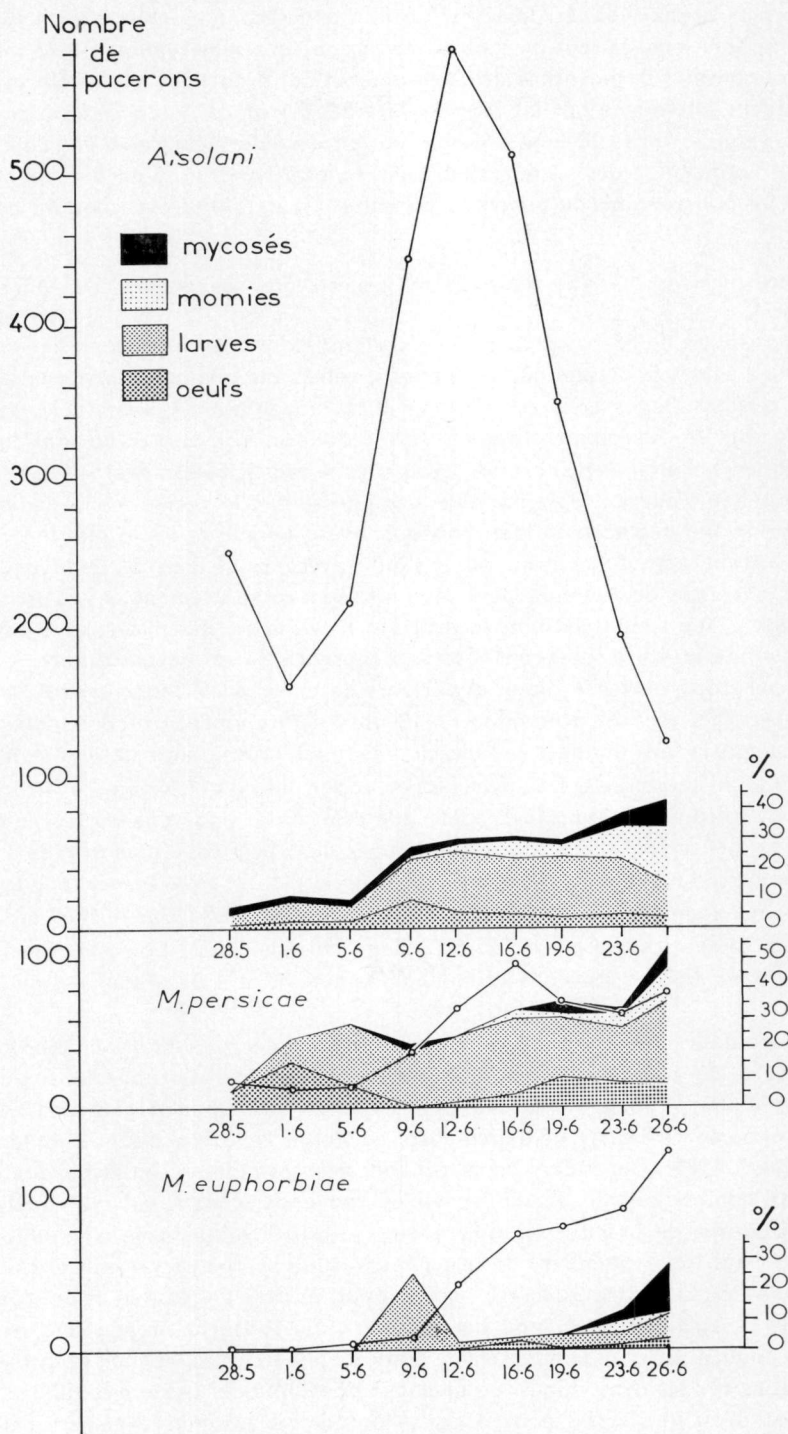


FIG. 3. — Id. fig. 1 à Rosporden en 1969.

● Les œufs embryonnés (la seule forme d'œuf reconnaissable à coup sûr, à la dissection), sont trouvés tout au long de la saison sans interruption : cela implique un apport constant de parasites de l'extérieur et/ou, à partir d'un certain moment, de la parcelle elle-même par les momies formées sur place ; mais ce dernier cas ne peut intervenir avant le 20 juin, environ, du fait du délai nécessaire entre la momification et l'apparition des premiers parasites aptes à pondre. Là encore, on note, en général, un pourcentage de pucerons porteurs d'œufs plus élevé chez *M. persicae*.

II. — Distribution verticale du parasitisme par hyménoptères chez *A. solani* et *M. persicae*

La possibilité d'une redistribution de certains stades larvaires a été mise précédemment en évidence au sein des populations, entraînant une accumulation des pucerons sur certains étages foliaires, inférieur et/ou moyen pour *A. solani* et *M. persicae*, supérieur pour *M. euphorbiae* (Robert, 1979). Etant donné le taux important de parasitisme observé, il était nécessaire de savoir si cette redistribution était le fait de l'attaque parasitaire : par exemple l'arrivée des parasites à la recherche de leurs hôtes peut entraîner un déplacement des individus, avant ou peu après la piqure de ponte de l'œuf dans le corps du puceron, ou, la simple présence de l'œuf ou de la larve dans la cavité générale de l'aphide peut modifier son comportement et ses tropismes. L'hypothèse d'une similitude dans la distribution verticale des pucerons à partir du troisième stade larvaire, pucerons « sains » (absence de forme parasitaire à la dissection), pucerons porteurs d'œuf et porteurs de larve, a été testée chez *A. solani* et chez *M. persicae*, espèces présentant un nombre suffisamment grand d'individus de chaque catégorie. Les données ont été cumulées sur tout le mois de juin (tabl. 3) et l'interprétation statistique a été effectuée par application du critérium $2\hat{I}$ (Arbonnier, 1966), d'un calcul beaucoup plus rapide que celui du χ^2 pour une puissance de test semblable mais surtout d'une souplesse d'application beaucoup plus grande : il faut cependant signaler que dans tous les cas, les valeurs du χ^2 et du critérium $2\hat{I}$ ont été identiques. Cette analyse a été faite pour Rosporden en 1967, 1968 et 1969 et le seuil de probabilité choisi a été $p = 0,05$. Les valeurs du critérium $2\hat{I}$ ont été rassemblées dans le tableau 4. Elles doivent être comparées aux valeurs de χ^2 fournies en bas du tableau.

D'une manière générale, on observe un nombre décroissant d'individus de chaque catégorie de pucerons des feuilles inférieures aux feuilles supérieures (tabl. 3), sauf en 1968 pour *A. solani* (pucerons « sains ») et en 1967 pour *M. persicae* (Pucerons « sains » et porteurs d'œuf), ce qui correspond bien à ce qui a été noté antérieurement (Robert, 1979). Cependant en ce qui concerne les momies, on remarque que le plus grand nombre est récolté sur les feuilles moyennes chez *A. solani*. L'analyse du tableau 4 permet de préciser les différences : ainsi, l'hypothèse de similitude de la distribution des trois catégories de pucerons (« sains », porteurs d'œuf et de larve) sur les trois étages foliaires doit être rejetée, pour les trois années, en ce qui concerne *A. solani* et acceptée, pour les trois années, en ce qui concerne *M. persicae*. Il semble donc que pour *M. persicae* le parasitisme n'affecte pas significativement la distribution des pucerons sur les trois étages. Le niveau à partir duquel se situe la différence de distribution a été recherché pour *A. solani* en comparant successivement celle des pucerons sains et des porteurs d'œuf : l'analyse montre que dès le moment où les

TABLEAU 3

Distribution verticale comparée sur feuilles inférieures, moyennes et supérieures des individus d'*A. solani* et *M. persicae*, à partir du troisième stade, trouvés, à la dissection, ou bien « sains » ou bien porteurs d'œuf embryonné ou de larve de parasite et des momies de même espèce, pendant le mois de juin à Rosporden en 1967, 1968 et 1969

		<i>Aulacorthum solani</i>			<i>Myzus persicae</i>		
		F. inf.	F. moy.	F. sup.	F. inf.	F. moy.	F. sup.
1967	Pucerons « sains ».....	244	129	103	156	169	63
	Pucerons porteurs d'œuf	75	23	14	51	77	22
	Pucerons porteurs de larve.....	181	140	89	146	144	54
	Momies	23	35	28	32	28	4
1968	Pucerons « sains ».....	257	123	161	240	142	94
	Pucerons porteurs d'œuf	27	12	3	116	51	23
	Pucerons porteurs de larve.....	83	53	31	263	151	95
	Momies	7	10	4	50	24	12
1969	Pucerons « sains ».....	402	190	154	67	60	15
	Pucerons porteurs d'œuf	87	33	10	13	11	3
	Pucerons porteurs de larve.....	208	159	66	58	37	5
	Momies	24	63	20	13	4	0

TABLEAU 4

Comparaison de la distribution des pucerons « sains » (S), porteurs d'œuf (ω), porteurs de larve (L) et des momies (M) sur les trois étages de feuilles de pomme de terre (inférieur, moyen, supérieur) à Rosporden en 1967, 1968 et 1969, chez *A. solani* et *M. persicae* : valeurs du Criterium $2\hat{I}$.
(le rejet de l'hypothèse d'une distribution identique se fait lorsque $2\hat{I} > \chi^2$)

		S/ ω /L	S/ ω	ω /L	S/($\omega + L$)	L/M
1967	<i>A. solani</i>	20,73	9,76	18,61	—	9,91
	<i>M. persicae</i>	4,21	—	—	—	4,86
1968	<i>A. solani</i>	21,07	12,50	4,64	16,43	2,42
	<i>M. persicae</i>	8,50	—	—	—	1,62
1969	<i>A. solani</i>	31,99	15,51	15,24	—	25,19
	<i>M. persicae</i>	4,33	—	—	—	3,17
		$\chi^2_{0,05,4} = 9,488$	$\chi^2_{0,05,2} = 5,991$	$\chi^2_{0,05,2} = 5,991$	$\chi^2_{0,05,2} = 5,991$	$\chi^2_{0,05,2} = 5,991$

individus ont été attaqués, leur répartition spatiale se modifie puisque les valeurs du critérium $2\hat{I}$ sont encore très élevées. La comparaison de la distribution des porteurs d'œuf et des porteurs de larve montre, en revanche, qu'au moins en 1968, l'hypothèse d'une similitude peut être acceptée mais celle de la distribution des pucerons « sains » d'une part et de ceux porteurs d'œuf et de larve d'autre part, la même année, aboutit à la conclusion inverse.

Quand enfin on examine si les pucerons porteurs de larves conservent la même répartition quand ils se momifient, la même différence que précédemment apparaît entre les deux espèces : l'hypothèse d'une même distribution est conservée pour *M. persicae* et rejetée pour *A. solani* sauf en 1968.

Il est donc remarquable de constater à quel point deux espèces partageant à peu près les mêmes niches écologiques peuvent réagir différemment à des facteurs adverses comparables et il est évident que l'explication de tels phénomènes est actuellement difficile à fournir faute d'études comportementales suffisantes.

III. — Incidence du parasitisme sur les nymphes et les ailés

Les nymphes, larves de la forme ailée, jouent en général un rôle indirect important dans le cycle biologique des espèces de pucerons et en particulier dans l'épidémiologie des viroses : en effet, selon leur niveau de production au sein des populations, le vol qui en résulte pourra, dans le premier cas, assurer une plus ou moins bonne dissémination de l'espèce, indispensable à sa survie et dans le second cas permettre une extension plus ou moins grande des viroses dans ou à l'extérieur des parcelles (Doncaster et Gregory, 1948). Il en ressort que le parasitisme peut jouer à son tour un grand rôle dans ce contexte, ou bien, comme l'a montré Johnson (1959) en empêchant l'apparition des ptérothèques, ou bien en empêchant le futur ailé d'aller à grande distance mettre bas un nombre suffisant de larves. Nous avons déjà montré (Robert et Rabasse, 1977), qu'une certaine proportion d'ailés d'*A. solani* et de *M. persicae*, capturés au piège jaune dans les cultures de pomme de terre en juin-juillet, présente à la dissection des œufs ou des larves de parasites et que, le plus souvent, le vol de dissémination est de faible amplitude. L'étude de l'incidence du parasitisme sur les nymphes et les ailés permet d'apporter quelques explications (fig. 4) en particulier chez *A. solani*.

Chez cette espèce, l'apparition des nymphes est précoce et chacun des deux stades peut représenter jusqu'à 6 à 11 p. 100 de la population totale. Le parasitisme les atteint peu de temps après leur formation. Il en résulte que, d'une part, de nombreux individus se momifient très tôt (dès le 16 juin en 1969) et que, d'autre part, les ailés qui réussissent à se former présentent une grande proportion d'individus parasités : ainsi, en 1967, sur quarante-quatre ailés recueillis dans les neuf échantillons prélevés du 5 juin au 3 juillet, quatorze étaient porteurs de formes parasitaires (31,8 p. 100), en 1968 du 6 juin au 27 juin, deux sur vingt-six (7,7 p. 100) et en 1969, du 5 juin au 26 juin, dix sur vingt-huit (35,7 p. 100) ; ces chiffres sont à rapprocher de ceux obtenus sur les ailés capturés en bacs jaunes pour les mêmes périodes : en 1967 sur cent soixante-sept ailés, dix-sept étaient porteurs d'œuf ou de larve (10,2 p. 100), en 1968, quatre sur quatre-vingt-seize (4,2 p. 100) et en 1969, dix sur cent sept (9,3 p. 100). On constate dans les deux cas que les ailés sont le moins parasités en 1968.

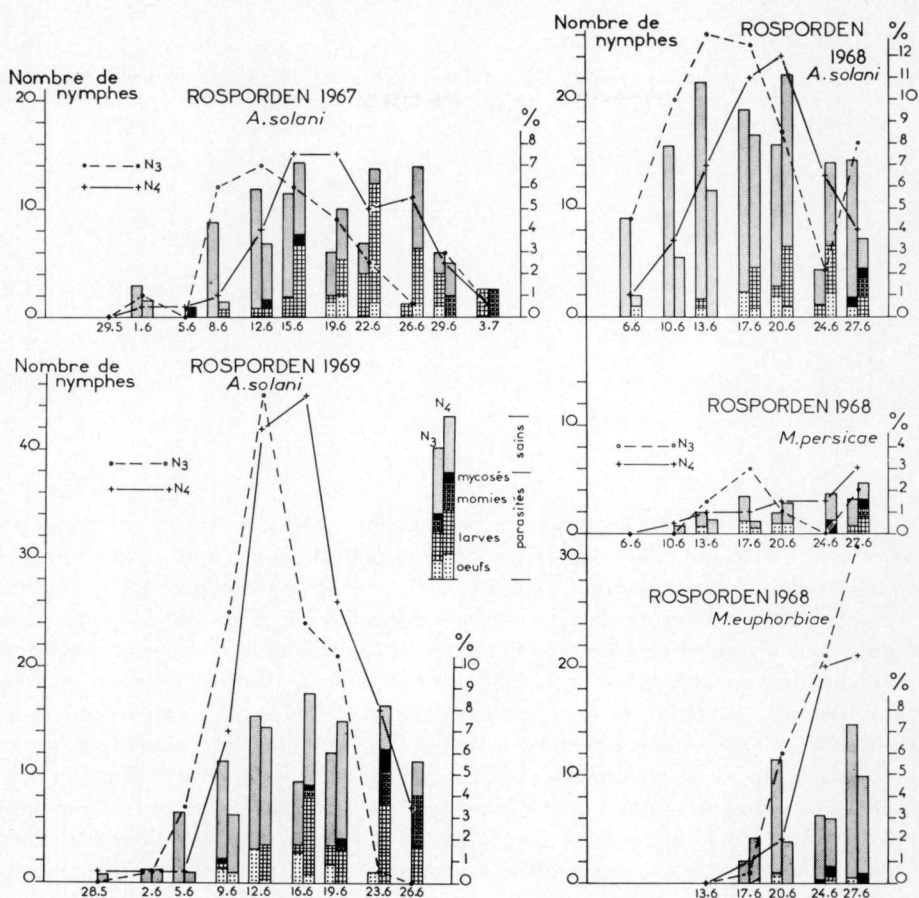


FIG. 4. — Evolution du nombre de nymphes des troisième et quatrième stade (N_3 et N_4) dans un échantillon de deux cent quatre-vingt-feuilles de pomme de terre Bintje (courbes) et du pourcentage d'individus sains et parasites par hyménoptères (œufs, larves, momies) et par champignons (mycosés) au sein des populations (histogrammes) à Rospenden.

Pourtant il apparaît que la forme ailée subit moins la pression parasitaire que la forme aptère de même stade comme le montre le tableau 5 dans lequel la proportion des larves d'aptères parasitées par œuf ou par larve est toujours supérieure à celle des nymphes. Nous avons déjà mentionné le même phénomène sur cette espèce, sur Digitale (Robert et Rabasse, 1977) en émettant trois hypothèses : « choix » des parasites pour tel ou tel stade, non coïncidence temporelle entre la production des hyménoptères aptes à pondre et des nymphes et inhibition de la formation de ptérothèques chez les pucerons parasités précocement. Dans le cas présent il ne semble pas que la seconde hypothèse puisse être retenue car les hyménoptères pondent pendant toute la saison de culture (fig. 1, 2, 3). Si pour chaque année on examine le rapport $\frac{\omega}{S + \omega}$, pour chaque stade de chaque forme, on retrouve systématiquement une proportion de parasites par œuf moins grande chez les nymphes que chez les larves d'aptères.

TABLEAU 5

Nombres cumulés de larves d'aptères (L_3 , L_4) et d'ailés (N_3 , N_4) d'*A. solani* trouvées parasitées à la dissection, par œuf (ω) et par larve (L) ou non parasitées (S) dans quatre prélèvements en juin 1967, 1968 et 1969 à Rosporden

	1967			1968			1969		
	S	ω	L	S	ω	L	S	ω	L
L_3	70	24	35	93	8	17	105	41	43
N_3	31	2	7	80	6	1	71	20	3
L_4	36	14	122	59	8	34	87	22	130
N_4	21	4	21	54	2	11	70	5	34

Or il est peu probable que les larves de 3^e stade parasitées par œuf l'aient été au premier stade et que l'inhibition de la formation des ptérothèques ait pu se faire dans ces conditions : il est vrai qu'en établissant la structure démographique des populations il est possible de trouver des formes intermédiaires qui ont, d'un côté des antennes de 4^e stade et d'un autre côté des ptérothèques de stade indéterminé, mais ces larves sont en général parasitées par larve, non par œuf. Donc on ne peut accepter en entier l'hypothèse de l'inhibition de la formation des ptérothèques pour expliquer le parasitisme par œuf moins élevé chez les nymphes. Le problème du « choix » peut alors aider à comprendre les phénomènes : il faut en effet rappeler que les densités de populations restent toujours faibles et que la probabilité de rencontre du parasite et de ses proies est à peu près égale quels que soient les individus. Il semble donc bien qu'un certain choix puisse s'exercer mais là encore les études précises de comportement font défaut.

Discussion

Constatant que dans le Sud et le Sud-Ouest de l'Angleterre, les populations aphidiennes de la pomme de terre sont en général peu importantes, malgré des hivers plus doux et des printemps plus chauds que dans le Centre et l'Est, Broadbent (1953) suggère que « quoique jusqu'à présent les preuves soient encore minces, le climat plus doux, en favorisant la survie hivernale des formes vivipares de quelques espèces de pucerons et leur reproduction tôt au printemps, peut permettre aux parasites et aux prédateurs de se multiplier et limiter les populations d'aphides avant qu'elles ne deviennent importantes ». Cette hypothèse a été vérifiée sur pucerons des céréales par Vickerman (1977) de 1972 à 1977 dans l'Ouest du Sussex, près des côtes de la Manche. En Bretagne, nous avons déjà montré (Robert, Rabasse et Rouze-Jouan, 1972) qu'effectivement une pression parasitaire, à la fois due aux Hyménoptères et aux *Entomophthora* s'exerce en permanence toute l'année même sur de faibles populations de pucerons anholocycliques monoeciques sur plante pérenne et que (Robert et Rabasse, 1977) dès le début du printemps, la production de parasites aux dépens de pucerons anho-

locycliques dioeciques sur hôtes d'hivernation est importante ; dans cette note nous avons montré qu'elle peut aussi avoir des répercussions sur les populations présentes sur les hôtes alternatifs au printemps.

Contrairement à ce qui a été rapporté par Shands, Simpson et Gordon (1972) pour le Nord-Est des Etats-Unis, *M. euphorbiae* n'est pas, en Bretagne, l'espèce la plus précocement et la plus intensément parasitée en début de saison, simplement parce qu'elle n'est pas la première à se multiplier abondamment sur la pomme de terre (Robert, 1979). De plus les taux de parasitisme par Hyménoptères, exprimés en pourcentage de momies au sein des populations totales d'*A. solani*, de *M. persicae* et de *M. euphorbiae*, sont plutôt supérieurs à ceux observés par ces auteurs. En revanche nous n'avons jamais enregistré d'épizooties à *Entomophthora* sur pucerons de la pomme de terre comme c'est le cas chez d'autres espèces (Robert, Rabasse, Scheltes, 1973. Dedryver, 1978) bien que le taux de mycose puisse être loin d'être négligeable.

Grâce aux dissections effectuées, nous avons pu montrer que le parasitisme par Hyménoptères s'exerce aussitôt que les pucerons arrivent sur la culture, c'est-à-dire même lorsque les populations ont un niveau extrêmement faible : ceci suppose un apport extérieur de parasites aptes à pondre très tôt au printemps, apport qui d'ailleurs se poursuit pendant toute la saison de culture et se fait selon des modalités variables en fonction de l'environnement des parcelles (Robert, 1976). Il semble que *M. persicae* soit en général plus parasité qu'*A. solani* à quantités égales de pucerons mais il est difficile de l'affirmer car les dissections n'ont été effectuées qu'à partir du troisième stade c'est-à-dire sur des individus dont la taille varie avec l'espèce, *M. persicae* étant le plus petit et *M. euphorbiae* le plus gros : il est donc possible que le taux de parasitisme d'*A. solani* et de *M. euphorbiae* soit légèrement sous-estimé.

Il apparaît aussi que le fait même d'être attaqué par les parasites n'affecte pas la distribution verticale de *M. persicae* sur les trois étages de feuilles ; il n'en est pas du tout de même pour *A. solani* puisque la distribution des pucerons sains et celles des pucerons parasités est significativement différente. Cette espèce manifeste par ailleurs une préférence pour aller se momifier sur les feuilles moyennes et il est difficile d'en expliquer les raisons bien que cette localisation sur telle ou telle strate apparaisse comme un trait propre à chaque espèce : ainsi, en 1967, *M. persicae* est en général plus abondant sur feuilles moyennes (Robert, 1979) mais les momies, comme les années suivantes, sont plus nombreuses sur les feuilles inférieures et l'inverse se produit chez *A. solani*. Behrendt (1968) a déjà observé que les momies se rencontrent souvent en d'autres localisations que celles où les pucerons ont été parasités et que c'est surtout la présence du dernier stade larvaire du parasite qui provoque le déplacement du puceron. De plus cet auteur a noté que les parasites éclosent sans délai uniquement à partir des pucerons qui se sont momifiés à l'endroit où ils se nourrissaient initialement. Dans le cas qui nous intéresse, ce comportement particulier a sans doute des conséquences au niveau de la conservation des momies et des parasites car les feuilles inférieures sont les premières à tomber à terre et il n'est pas certain que ce soit bénéfique pour l'espèce si les adultes de parasites n'ont pas éclos avant.

Nous avons enfin insisté, dans cette note, sur le parasitisme des formes ailées dont l'importance permet d'expliquer la quasi disparition du vol de dissémination de juillet, illustrant ainsi le fait que la vraie mesure de l'impact des parasites s'exprime beaucoup mieux par leur aptitude à détruire certains stades critiques à des moments

cruciaux que par un calcul du pourcentage de parasitisme dans la population totale (Hagen et van den Bosch, 1968). En ce qui concerne plus particulièrement *A. solani*, les conséquences peuvent être graves à plus ou moins long terme. En Bretagne cette espèce, purement anholocyclique, fait partie de celles qui ne volent qu'au printemps et au début de l'été (Robert et Rouze-Jouan, 1976), ce qui par contre, en Allemagne, est une caractéristique des souches holocycliques alors que les souches anholocycliques sont capables de former des ailés pendant toute l'année (F. P. Müller, *in litt.*). Il en résulte que le vol de l'espèce en juillet est capital pour sa survie car il lui permet d'échapper à des plantes annuelles pour se répartir sur des plantes bisannuelles ou pérennes, dont la Digitale, qui assureront son hibernation : c'est ainsi que depuis 1975, année où le parasitisme, extrêmement précoce et brutal du fait de températures élevées de fin avril, a empêché toute activité de vol de dissémination en juillet, l'espèce est devenue rare, au même titre, et pour des raisons semblables, que *Microlophium evansi* (Theob.) sur Ortie et *Amphorophora rubi* Kltb. sur Ronce. Ces résultats mettent en évidence chez les Hyménoptères, un rôle analogue à celui que peuvent jouer les épizooties à *Entomophthora* (Robert, Rabasse et Rouze-Jouan, 1972) dans l'éradication d'une espèce, ce qui n'est pas nécessairement bénéfique au maintien des équilibres biologiques. Pourtant une certaine régulation s'exerce au niveau de l'attaque des formes ailées par les parasites puisque ceux-ci paraissent préférer les formes aptères comme l'ont déjà observé Hafez (1961) sur *Diaeretiella rapae* (Curtis) et Sekhar (1957) sur *Aphidius testaceipes* (Cresson) et de ce fait, une proportion d'ailés peut toujours échapper au parasitisme et assurer ainsi la pérennité de l'espèce : c'est ce qui ressort aussi de la dissection des individus récoltés sur le feuillage et dans les pièges jaunes ; dans les deux cas, mis en comparaison, il a été établi que le taux de parasitisme des ailés avait été plus faible en 1968 que lors des autres années.

Malgré les problèmes évoqués plus haut et que pose la dissection d'un grand nombre d'individus après en avoir fait la structure démographique, il apparaît qu'une telle méthode est la seule qui puisse aider à mettre au point une stratégie de lutte rationnelle. La recherche des formes parasitaires dans les populations dès le début de leur implantation sur le feuillage permet d'établir un bilan de parasitisme beaucoup plus précoce que ne le permet celui que nécessite l'attente de la formation des momies et du point de vue pratique de la lutte contre la dissémination des viroses de la pomme de terre transmises par pucerons, il devient ainsi possible dès le début de juin de proposer un pronostic sur le devenir des populations, en année moyenne, et prendre les mesures les moins contraignantes pour une protection à long terme de l'Environnement. Shands, Simpson et Gordon (1972) remarquent en effet que pendant la période de 1963 à 1969, le taux de momies de même que la diversité des parasites et des hyperparasites sont inférieurs à ceux de la période de 1942 à 1962 et ils suggèrent que cet appauvrissement peut être lié à une généralisation des traitements insecticides : la comparaison des taux observés par ces auteurs et des nôtres montre, sur cette base de comparaison, que la Bretagne, jusqu'à ces dernières années, recèle un potentiel de parasites très élevé mais la pression insecticide, la diminution de la diversité des types de cultures avec tendance vers les cultures céréalières, les changements de structure du paysage agricole peuvent laisser à penser qu'à l'avenir, ce potentiel ira en diminuant si aucune mesure conservatoire n'est prise.

Reçu pour publication en juillet 1979.

Remerciements

Je remercie Joëlle Rouze-Jouan pour son aide et sa collaboration, les Techniciens de la Fédération nationale des Producteurs de Plants de Pomme de terre de la région Bretagne qui ont participé aux prélèvements et envois des échantillons ainsi que G. Fayet de la Chaire de Statistique de l'E.N.S.A. pour ses conseils dans l'exploitation des données.

Summary

Ecological researches on the aphids Aulacorthum solani Kltb., Macrosiphum euphorbiae Thomas and Myzus persicae Sulz. in the west of France.

III. — Importance of the parasitism by aphidiids and Entomophthora on potato

The incidence of Aphidiids and Entomophthora on *A. solani*, *M. persicae* and *M. euphorbiae* populations was investigated for many years in Brittany on potato crops and assessed on the basis of mummified and diseased aphids abundance and through dissection of every individual from the 3 instar along with determination of the age structure of the aphids populations.

A. solani and *M. persicae* first mummies occur earlier than *M. euphorbiae* ones in the season (usually around 12 June ; table 1) and their abundance is greater (table 2). Diseased aphids may appear as soon as the winged individuals establish new populations and although no epizootic was ever observed, as high as 15 p. 100 may be already reached by the end of June, *M. euphorbiae* being the more susceptible from this point of view.

Through dissections, parasitism is shown to occur from the very beginning of the population increase and oviposition to take place along the whole season (fig. 1, 2, 3) whatever the aphid density may be. *M. persicae* appears to be the most attacked (up to 50 p. 100).

Parasitization does not seem to alter *M. persicae* vertical distribution ; on the contrary, *A. solani* must be much affected as soon as oviposition occurs since the distribution of « healthy » individuals is not the same as that of eggs or larvae carriers. Similarly, the vertical distribution of *M. persicae* mummies is identical with that of other individuals (concentrating on bottom leaves) which is not true with *A. solani* (concentrating on medium leaves) (tables 3 and 4).

The incidence of parasitism on winged forms (nymphs and adults) was investigated and proved to be far from negligible (fig. 4), possibly affecting the species survival during summer time through a decrease in the dissemination flight importance and a great percentage of alates carrying eggs or larvae. But some kind of regulation seems to occur through the preference of the parasites to deposit into apterous forms thus allowing some winged forms to escape parasitization (table 5).

In the discussion, stress is aimed at the great need to get, through dissections, the earliest picture of the parasitism status in the populations to develop a pest management strategy compatible with long term protection of the Environment.

Références bibliographiques

- Anonyme, 1970. Technical manual : population dynamics group for the I.B.P. — Core project « Biological controls of aphids : *Myzus persicae* ». I.B.P. Circular B.C.A.-2.2.6, 19 p.
- ARBONNIER P., 1966. L'analyse de l'information. Aperçu théorique et application à la loi multinomiale. *Ann. Sci. for.*, **23**, 951-1020.
- BEHRENDT K., 1968. Das Abwandern parasitierter Aphiden von ihren Wirtspflanzen und eine Methode zu ihrer Erfassung. *Beitr. Entomol.*, **18**, 293-298.
- BROADBENT L., 1953. Aphids and virus diseases in potato crops. *Biol. Rev. Cambridge Phil. Soc.*, **28**, 350-380.
- DEAN G. J. W., WILDING N., 1971. *Entomophthora* infecting the cereal aphids *Metopolophium dirhodum* and *Sitobion avenae*. *J. Invertebr. Pathol.*, **18**, 169-176.
- DEDRYVER C. A., 1978. Biologie des pucerons des céréales dans l'Ouest de la France. I. — Répartition et évolution des populations de *Sitobion avenae* F., *Metopolophium dirhodum* WLK. et *Rhopalosiphum padi* L. de 1974 à 1977 sur blé d'hiver dans le bassin de Rennes. *Ann. Zool. Ecol. anim.*, **10**, 483-505.
- DONCASTER J. P., GREGORY P. H., 1948. The spread of virus diseases in the potato crop. A.R.C. Rep. Ser. 7, H.M.S.O. London, 189 p.

- DUNN J. A., 1949. The parasites and predators of potato aphids. *Bull. entomol. Res.*, **40**, 97-122.
- van EMDEN H. F., 1963. A field technique for comparing the intensity of mortality factors acting on the cabbage aphid, *Brevicoryne brassicae* (L.) (Hem : Aphididae), in different areas of a crop. *Entomol. exp. appl.*, **6**, 53-62.
- HAFEZ M., 1961. Seasonal fluctuations of population density of the cabbage aphid, *Brevicoryne brassicae* (L.) in the Netherlands, and the role of its parasite *Aphidius* (*Diaeretiella*) *rapae* (Curtis). *Tijdschr. Plantenziekten*, **67**, 445-548.
- HAGEN K. S., van den BOSCH R., 1968. Impact of pathogens, parasites and predators on aphids. *Ann. Rev. Entomol.*, **13**, 325-384.
- HODEK I., HAGEN K. S., van EMDEN H. F., 1972. Methods for studying effectiveness of natural enemies. in : *Aphid Technology* (ed. van Emden H. F.), 147-188. Academic Press, London, 344 p.
- HEATHCOTE G. D., 1972. Evaluating aphid populations on plants. in : *Aphid Technology* (ed. van Emden H. F.), 105-145. Academic Press, London, 344 p.
- HUGHES R. D., 1972. Population Dynamics. in : *Aphid Technology* (ed. van Emden H. F.) 275-293. Academic Press, London, 344 p.
- JOHNSON B., 1959. Effect of parasitization by *Aphidius platensis* Brethes on the developmental physiology of its host *Aphis craccivora* Koch. *Entomol. exp. appl.*, **2**, 82-99.
- RABASSE J. M., BRUNEL E., 1977. *Cavariella aegopodii* Scop. (Hom. Aphididae) en culture de carotte dans l'Ouest de la France. II. — Régulation naturelle par Aphidiides (Hym.) et Entomophthorales. *Ann. Zool. Ecol. anim.*, **9**, 481-496.
- ROBERT Y., 1976. Distribution spatio-temporelle des pucerons de la pomme de terre en zone bocagère et en zone arasée. in : « Les Bocages : histoire, écologie, économie », 1 vol., 586 p., 419-425.
- ROBERT Y., 1979. Recherches écologiques sur les pucerons *Aulacorthum solani* Kltb., *Macrosiphum euphorbiae* Thomas et *Myzus persicae* Sulz. dans l'Ouest de la France. II. — Evolution spatio-temporelle de leurs populations sur la pomme de terre. *Ann. Zool. Ecol. anim.*, **11**, 67-83.
- ROBERT Y., RABASSE J. M., 1977. Rôle écologique de *Digitalis purpurea* L. dans la limitation naturelle des populations du Puceron strié de la pomme de terre *Aulacorthum solani* Kltb. par *Aphidius urticae* Hal. dans l'Ouest de la France. *Entomophaga*, **22**, 373-382.
- ROBERT Y., ROUZE-JOUAN J., 1976. Activité saisonnière de vol des pucerons (Hom. Aphididae) dans l'Ouest de la France. Résultats de neuf années de piégeage (1967-1975). *Ann. Soc. ent. Fr. (N.S.)*, **12**, 671-690.
- ROBERT Y., ROUZE-JOUAN J., 1978. Recherches écologiques sur les pucerons *Aulacorthum solani* Kltb., *Macrosiphum euphorbiae* Thomas et *Myzus persicae* Sulz. dans l'Ouest de la France. I. — Etude de l'activité de vol de 1967 à 1976 en culture de pomme de terre. *Ann. Zool. Ecol. anim.*, **10**, 171-185.
- ROBERT Y., RABASSE J. M., ROUZE-JOUAN J., 1972. Régulation naturelle des populations de *Capitophorus horni* Börner (Hom. Aphididae) par Hyménoptères Aphidiidae et Entomophthorales. *Entomophaga*, **17**, 59-69.
- ROBERT Y., RABASSE J. M., SCHELTELS P., 1973. Facteurs de limitation des populations d'*Aphis fabae* Scop. dans l'Ouest de la France. I. — Epizootiologie des maladies à Entomophthorales sur féverole de printemps. *Entomophaga*, **18**, 61-75.
- SEKHAR P. S., 1957. Mating, oviposition and discrimination of hosts by *Aphidius testaceipes* (Cresson) and *Praon aguti* Smith, primary parasites of aphids. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, **50**, 370-375.
- SHANDS W. A., SIMPSON G. W., GORDON C. C., 1972. Survey of internal parasites of potato-infesting aphids in Northeastern Maine, 1963 through 1969. *Maine Life Sciences Agr. Exp. Sta. Techn. Bull.*, **60**, 15 p.
- SHANDS W. A., SIMPSON G. W., HALL I. M., 1963. Importance of entomogenous fungi in controlling aphids on potatoes in Northeastern Maine. *Maine Agr. Exp. Sta. Tech. Bull.*, T-6, 42 p.
- SHANDS W. A., SIMPSON G. W., HALL I. M., GORDON C. C., 1972. Further evaluation of entomogenous fungi as a biological agent of aphid control in Northeastern Maine. *Maine Life Sciences, Agr. Exp. Sta. Tech. Bull.*, **58**, 33 p.
- SHANDS W. A., SIMPSON G. W., MUESEBECK C. F. W., WAVE H. E., 1965. Parasites of potato-infesting aphids in Northeastern Maine. *Maine Agr. Exp. Sta. Tech. Bull.*, T-19, 77 p.
- SULLIVAN D. J., van den BOSCH R., 1971. Field ecology of the primary parasites and hyperparasites of the potato aphid *Macrosiphum euphorbiae* in the East San Francisco Bay area. *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, **64**, 389-394.
- VICKERMAN G. P., 1977. Monitoring and forecasting insect pests of cereals. *Proc. Brit. Crop Prot. Conf. Pests and Dis.*, 227-234.

Obtention de poissons ovovivipares axéniques : amélioration technique

R. LESEL et Ph. DUBOURGET

Laboratoire des Microorganismes.
Centre de Recherches hydrobiologiques I.N.R.A.
St-Pée-sur-Nivelle,
64310 Ascaïn

Résumé

Baker et Ferguson ont décrit une méthode d'obtention de poissons axéniques chez le *Platy*, poisson poeciliidé ovovivipare. Les alevins sont prélevés après laparotomie des femelles gestantes. Cette méthode a été améliorée par utilisation d'incubateurs mieux adaptés aux besoins des alevins : volume utile, milieu minéralisé synthétique de salinité moyenne, alimentation. La technique a été utilisée chez six espèces différentes de Poeciliidés.

1. — Introduction

Deux études récentes ont démontré la possibilité d'obtenir des alevins axéniques de Salmonidés. Dans un cas (Trust, 1974), la fécondation des ovules est effectuée aseptiquement *in vitro* après prélèvement des produits génitaux chez des sujets sexuellement mûrs ; dans le deuxième cas (Lesel et Lesel, 1976), des œufs fécondés provenant de reproducteurs sains après triage sont désinfectés avec une solution à 4 p. 1000 de polyvinylpyrrolidone-iodée (PVP-I) et après rinçage sont introduits dans un isolateur en matière plastique de type Trexler. Ces techniques simples sont applicables dans l'immédiat aux espèces ovipares et la grande taille des œufs de Salmonidés, ainsi que l'épaisseur de la capsule muqueuse qui les protège, facilitent considérablement les manipulations. Cependant les salmonidés nécessitent pour se développer un espace vital relativement vaste, peu commode à maintenir axénique ainsi qu'un renouvellement continu en eau stérile de bac d'élevage. De plus la longueur du cycle de reproduction, 2 ans chez la truite arc-en-ciel, rend aléatoire l'obtention de la première génération de sujets nés de parents axéniques. Nous avons donc étudié la possibilité de travailler sur une espèce moins exigeante en place, en eau et réalisant vite son cycle de reproduction. Les espèces ovovivipares vivant en aquarium présentent, à ce titre, de nombreux avantages. Baker et Ferguson (1942) les premiers ont obtenu des alevins axéniques en utilisant *Xiphophorus (Platyopocilus) maculatus*, une espèce appartenant à ce groupe. Ils prélevaient, par laparotomie sur les femelles, les embryons sur le point d'être rejetés à l'extérieur. Plusieurs essais, réalisés suivant la méthodologie

de ces auteurs, n'ont pas permis d'obtenir des sujets axéniques vivants. Ces échecs nous ont conduits à revoir complètement cette technique et à étudier plus spécifiquement l'effet de certaines caractéristiques de l'environnement sur la survie des embryons dans les jours qui suivent la laparotomie.

2. — Matériel et méthode

Plusieurs espèces ont été utilisées pour la mise au point de la méthode : *Poecilia* (*Lebistes*) *reticulata*, *P. (Mollieniesia) sphenops*, *P. (Mollieniesia) formosa*, *Xiphophorus* (*Platypoecilus*) *maculatus*, *Xiphophorus helleri*, *Gambusia affinis holbrooki*. Ces espèces ont été utilisées en fonction de la disponibilité locale au moment de l'expérimentation. Les femelles gravides se reconnaissent à leur embonpoint et, chez certaines espèces, à la taille de leur tache embryonnaire (fig. 1). Les femelles paraissant à terme sont mises à jeun une journée puis assommées. Après fixation sur une plaque recouverte d'une feuille d'aluminium stérilisée par flambage à l'alcool, le flanc du sujet est écaillé et désinfecté de la façon suivante :

- mélange alcool-éther à parties égales : 10 s,
- PVP-I (Betadine) à 4 p. 1000 : 2 min,
- mélange alcool-éther : rinçage.

La paroi abdominale de la femelle est réclinée (fig. 2). La paroi ovarienne est alors rompue et les alevins sont aspirés au moyen d'une pipette stérile dont la pointe est introduite dans la cavité abdominale. Les alevins sont provisoirement placés dans un tube à essai contenant un milieu d'incubation stérile préalablement aéré qui peut être du milieu KMF (Keynes et Martins-Ferreira, 1953, *in* Dépêche, 1976) dont la composition est la suivante :

- | | |
|-----------------------------|-----------|
| — NaCl | 9,88 g, |
| — KCl | 0,37 g, |
| — CaCl_2 | 0,33 g, |
| — MgCl_2 | 0,14 g, |
| — NaH_2PO_4 | 0,04 g, |
| — Na_2HPO_4 | 0,17 g, |
| — Eau | 1 000 ml. |

Il s'agit d'un milieu de salinité moyenne, environ le quart de celle de l'eau de mer, sans carbonate ni bicarbonate. Le milieu KMF est stérilisé par autoclave à 120 °C pendant 30 min.

Cette phase de la manipulation est critique, une contamination du champ d'intervention pouvant se produire lors de l'aspiration par :

- l'intestin situé en position antéro-ventrale au début de l'opération ; il recule progressivement au fur et à mesure de l'aspiration des embryons et peut finalement être aspiré à son tour, entraînant la contamination de la zone d'intervention ;

- le rein à la fois organe excréteur et organe lymphoïde chez le poisson ; il est, de ce fait, très irrigué et les bactéries véhiculées par le sang sont souvent arrêtées à son niveau, notamment les *Pseudomonas* qui s'introduisent au niveau des branchies et que l'on retrouve presque toujours (Lassere et Meurillon, 1976).

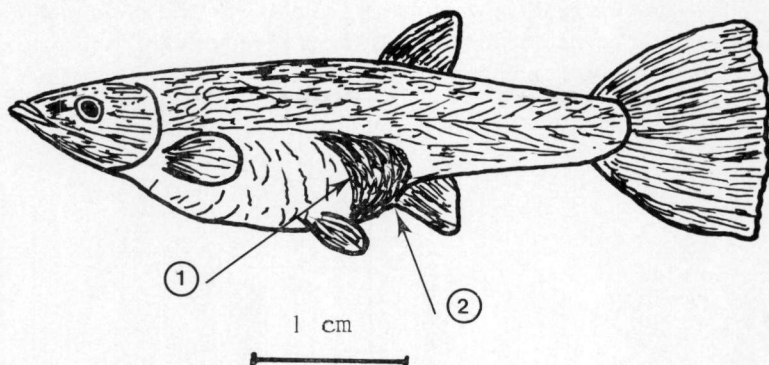


FIG. 1. — Morphologie externe de la femelle gravide de Poecilidé.

- 1. — Tache embryonnaire.
- 2. — Orifice cloacal.

External morphology of Poecilidae pregnant female.

- 1. — Embryonic spot
- 2. — Cloacal mouth.

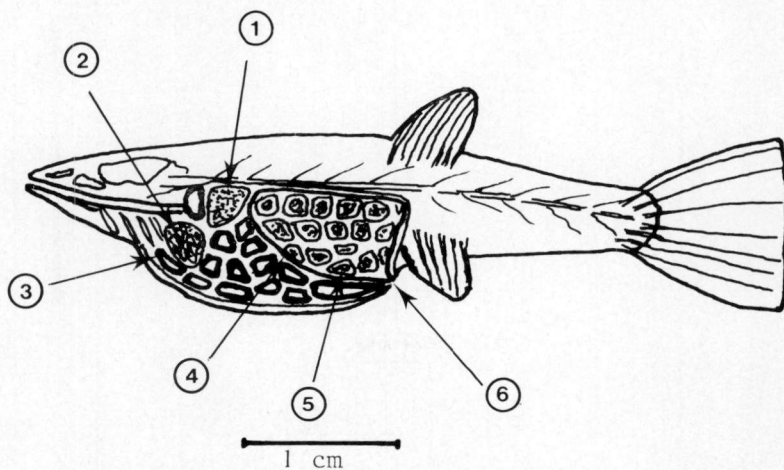


FIG. 2. — Coupe sagittale schématique de la femelle gravide.

- 1. — Foie.
- 2. — Rein.
- 3. — Anses intestinales.
- 4. — Paroi ovarienne.
- 5. — Œufs embryonnés.
- 6. — Orifice cloacal.

Diagrammatic sagittal section in the pregnant female.

- 1. — Liver.
- 2. — Kidney.
- 3. — Intestinal convolution.
- 4. — Ovarian coating.
- 5. — Eyed eggs.
- 6. — Cloacal mouth.

La pratique montre qu'il convient de ne pas prélever plus de la moitié des alevins présents dans la cavité abdominale. Dans ces conditions les risques de contamination sont pratiquement nuls.

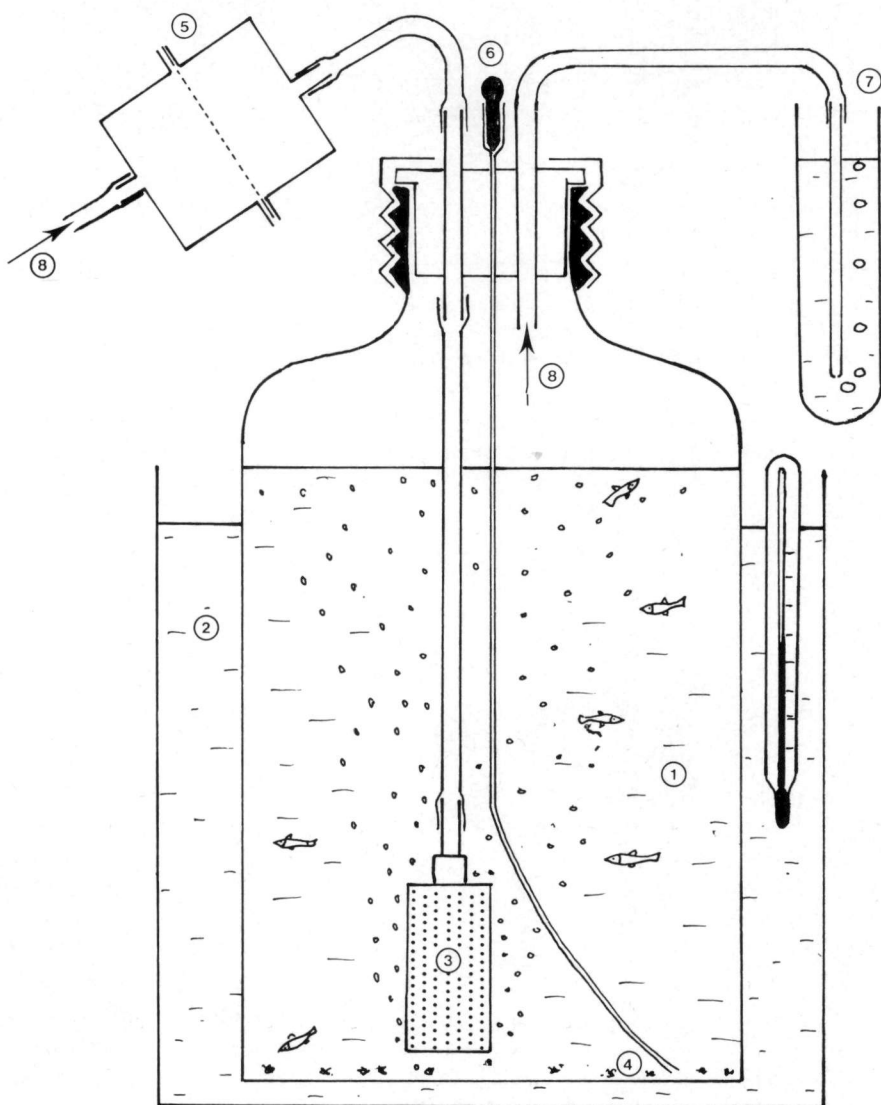


FIG. 3.

Incubateur pour alevins axéniques de Poecilidés.

1. — Milieu d'incubation.
2. — Bain-marie.
3. — Aérateur.
4. — Aliment pour alevin.
5. — Filtration stérilisante de l'air.
6. — Cathéter.
7. — Rejet stérile de l'air.
8. — Circulation d'air.

Incubator for Poeciliidae axenic fry.

1. — Incubation environment.
2. — Water-bath.
3. — Aerator.
4. — Food for fry.
5. — Air sterilizing filtration.
6. — Catheter.
7. — Air sterile elimination.
8. — Air circulation.

Le prélèvement sur la femelle étant achevé, le contenu du tube à essai est transvasé aseptiquement dans un incubateur stérile (fig. 3) dont l'aération et le bain-marie fonctionnent déjà depuis au moins 24 h. Cet incubateur est constitué par un flacon à large goulot d'un litre (type flacon à transfusion) muni d'un bouchon en caoutchouc portant les tuyaux d'entrée et de sortie de l'air et un cathéter. L'air introduit est stérilisé par filtration sur membrane Millipore 0,25 μ . L'air usé est évacué après barbotage dans une solution antiseptique, le flacon contient du milieu KMF stérile maintenu à 25 °C par un bain-marie.

Les contrôles bactériologiques sont effectués deux fois par semaine ; les échantillons d'eau sont prélevés par le cathéter en matière plastique etensemencés sur milieu TVG 1P (Lesel, 1976) sur boîtes de Pétri et en tubes Raibaud à 22 °C. Les alevins ont séjourné jusqu'à 26 jours dans les incubateurs. Ils reçoivent deux fois par semaine un aliment commercial présenté en paillettes destiné à l'alimentation des poissons d'aquarium. Cet aliment, préalablement stérilisé par autoclavage à 121 °C, est introduit dans l'incubateur par le cathéter. Pratiquement l'eau d'incubation est renouvelée par moitié tous les 2 ou 3 jours, l'évacuation du milieu usé et l'apport de milieu neuf se faisant par le cathéter qu'il convient de désinfecter très régulièrement (PVP-I, acide peracétique à 4 p. 100). La stérilité du milieu est aisément contrôlée au moment des manipulations d'apport alimentaire ou de renouvellement de l'eau d'incubation. Le flacon incubateur est destiné à contrôler l'axénie et la survie des embryons après laparotomie. Après contrôle, le flacon peut être introduit, suivant une procédure conventionnelle, dans un isolateur en matière plastique de type Trexler aménagé pour recevoir des poissons axéniques (Lesel et Lesel, 1976) et contenant le milieu d'incubation utilisé dans l'incubateur et ayant la même température.

3. — Résultats et discussion

L'utilisation des techniques de prélèvements décrites a permis de prélever plus de cent alevins de manière axénique sur huit femelles et de les conserver en excellentes conditions pendant des temps variables. Toutes les espèces sont utilisables pour l'obtention d'alevins axéniques ; cependant les *Xiphophorus* paraissent plus fragiles que les autres, les *Gambusia* étant nettement les plus rustiques.

Au cours des opérations de mise au point de la méthode décrite ci-dessus, deux paramètres ont paru avoir une grande influence sur la survie post-opératoire des alevins : le volume de l'incubateur et la minéralisation du milieu d'incubation.

Le volume utile de l'incubateur paraît surtout lié aux conditions de l'aération du milieu d'élevage. L'arrivée des bulles d'air crée une turbulence relativement importante peu compatible, semble-t-il, avec la tranquillité d'eau recherchée par les alevins. Une bonne survie post-opératoire des alevins est aisément obtenue par l'usage d'incubateurs présentant un volume utile de plus de 500 cm³ pour une vingtaine de sujets.

Nombre des espèces ovovivipares utilisées en aquariologie et convenant pour l'obtention d'alevins axéniques dans la nature préfèrent les milieux aquatiques fortement minéralisés (*Gambusia*) voire saumâtres (*Xiphophorus*). Leur adaptation au milieu dulçaquicole de l'aquarium se traduit fréquemment par une relative labilité des sujets (*Xiphophorus*). Ainsi nous avons pu observer une mortalité élevée, voire totale au bout de 5 jours, chez les alevins élevés dans de l'eau de distribution urbaine stérilisée à

l'autoclave. La précipitation des carbonates lors du chauffage entraîne une déminéralisation de l'eau et provoque sans doute un déséquilibre osmotique des sujets. Il convenait donc de pallier les défauts de ces conditions d'incubation. En conséquence, les femelles destinées à être opérées sont acclimatées progressivement quelques jours auparavant au milieu KMF préparé à l'eau de ville. Dépêche et Schoffeniels (1975) ont en effet observé que les jeunes nés spontanément dans ce milieu ont présenté une plus grande activité et un meilleur taux de croissance que leurs homologues en eau douce. Le milieu KMF utilisé dans les flacons incubateurs assure une excellente survie des sujets. Divers essais nous ont montré que l'eau de mer diluée au quart donne aussi de bons résultats. Cependant, lors de la stérilisation il se produit une précipitation de sels minéraux donnant un milieu aux caractéristiques chimiques et osmotiques imprécises. L'usage de l'eau de mer ne peut donc être qu'occasionnel.

Les incubateurs ont été maintenus sans difficulté pendant un mois et demi environ jusqu'à une interruption accidentelle de l'élevage. Lors de leurs essais, Baker et Ferguson (1942) notaient la qualité d'un aliment commercial autoclavé pendant le premier mois, puis le déclin progressif des sujets et leur mort au bout du deuxième mois. Ils ont observé que les meilleurs résultats étaient obtenus par l'association de Nématodes axéniques (*Neoplectana glaseri*) et larves de mouches domestiques autoclavées ou d'algues tuées par la chaleur, assurant une survie de plus de 4 mois ; cependant cette combinaison ne paraît pas avoir donné toute satisfaction. La qualité des aliments actuels pour poissons d'aquarium ainsi que l'évolution des techniques de stérilisation expliquent sans doute l'excellence de l'état de nos sujets d'expérience après 45 jours d'élevage, sans préjuger pourtant de l'évolution des sujets au cours d'une période plus longue.

Dépêche (1976) a démontré la possibilité d'obtenir des alevins vésiculés axéniques de *P. reticulata* par le développement *in vitro* d'œufs embryonnés. La voie d'obtention chirurgicale développée présente l'intérêt d'obtenir rapidement un nombre élevé de sujets axéniques ; elle permet de limiter au mieux les possibilités d'une action nocive des facteurs du milieu sur des sujets très labiles. La technique très simple mise au point s'avère d'une grande efficacité. Il reste à obtenir le développement des alevins jusqu'à l'état adulte et leur reproduction pour réaliser la première génération par voie naturelle de poissons axéniques.

Reçu pour publication en juillet 1979.

Summary

Obtention of axenic ovoviviparous fish : technical improvement

Baker and Ferguson described a method to obtain axenic fish with the Platy, an ovoviviparous fish of the Poeciliidae genus. Fry are taken out by laparotomy of pregnant females. This method has been improved by using incubators better adapted to fry requirements : useful capacity, synthetic mineralized environment of a mean salinity, feeding. This technique was utilized for six different species of Poeciliidae.

Références bibliographiques

- BAKER M., FERGUSON M., 1942. Growth of Platyfish *Xiphophorus maculatus* free of bacteria and other microorganisms. *Proc. Soc. Exp. Biol. med.*, **51**, 116-119.
- DEPECHE J., SCHOFFENIELS E., 1975. Changes in electrolytes, urea and free aminoacid content of *Poecilia reticulata* embryos (teleost) following high salinity adaptation of the viviparous female. *Biochem. System. Ecol.*, **3**, 111-119.
- DEPECHE J., 1976. Acquisition et limites de l'autonomie trophique embryonnaire au cours du développement du poisson téléostéen vivipare *Poecilia reticulata*. *Bull. biol. Fr. Belg.*, **110**, 45-97.
- KEYNES R. D., MARTINS-FERREIRA H., 1953. Membrane potentials in the electro plates of the electric eel. *J. Physiol.*, **119**, 315-351. In Dépêche, J., 1976.
- LASSERE J., MEURILLON A., 1976. Environnement et pathologie des poissons exotiques d'eau douce. *Rec. Med. Vet.*, **152**, 703-720.
- LESEL R., LESEL M., 1976. Obtention d'alevins non vésiculés axéniques de salmonidés. *Ann. Hydrobiol.*, **7**, 1, 21-25.
- LESEL M., 1976. Etude de la microflore du tube digestif d'un salmonidé d'élevage. Mise au point technique. *Dipl. Et. sup. Sci. nat.*, Univ. Bordeaux I, 74 p.
- TRUST T. J., 1974. Sterility of salmonid roe and practicality of hatching gnotobiotic salmonid fish. *Appl. Microbiol.*, **28**, 3, 340-341.
-

**Étude biologique et écologique de la cochenille
du pin maritime *Matsucoccus feytaudi* Ducasse 1942
(*Coccoidea*, *Margarodidae*, *Xylococcinae*)
dans le Sud-Est de la France**

IV. — Potentiel biotique et dynamique des populations

J. RIOM

avec la collaboration technique de M. BABAULT (*), J.-J. FOING (*) et P. MENASSIEU (*)

Laboratoire de sylviculture et d'écologie de la pinède landaise

Domaine de l'hermitage, I.N.R.A.,

Pierroton, 33610 Cestas

(*) *Station de Zoologie Forestière, INRA, avenue Vivaldi, 84000 Avignon.*

Résumé

M. feytaudi a une fécondité moyenne de trois cent vingt ; elle peut varier de cent à cinq cent cinquante, mais pour plus de 80 p. 100 des individus elle est comprise entre deux cents et quatre cents. Il existe une relation entre la taille ou le poids des femelles et leur fécondité. Selon les stations, la fécondité moyenne des femelles peut varier de deux cents quatre-vingts à trois cent soixante ; la fécondité diminue lorsque les arbres sont fortement infestés depuis plusieurs années. Dans la région Maures-Estérel la fertilité des pontes est très bonne : elle est pratiquement toujours supérieure à 85 p. 100.

Malgré l'emploi simultané de plusieurs méthodes d'étude, la sex-ratio n'a pu être déterminée exactement : chaque méthode donne des résultats très hétérogènes. La méthode apparemment la plus sûre donne une sex-ratio de 1,2.

La sex-ratio est modifiée par la non coïncidence des éclosions des mâles et des femelles variable selon les stations et selon les années. Cette non coïncidence est due à l'action du microclimat sur les L2 femelles et les nymphes en cocons.

Les méthodes utilisées pour l'étude de la dynamique des populations sont expliquées et critiquées. Les diverses méthodes de piégeage ne donnent pas satisfaction pour l'estimation du niveau des populations sur un arbre.

Les taux de mortalité aux divers stades sont très variables. Le stade L1 est déterminant pour le devenir de la population : la mortalité au cours de la phase ambulatoire est très importante (90 à 98 p. 100), le taux de mortalité à la fixation est faible (10 p. 100) sur des arbres nouvellement infestés, et plus important (jusqu'à 70 p. 100) sur des arbres dont le liber est lésé par des attaques antérieures. Il en est de même après la fixation des L1 (10 à 80 p. 100 de mortalité selon les cas). Le stade L2 subit peu de pertes (souvent moins de 10 p. 100) sur les arbres en cours de colonisation, le taux de multiplication varie de 2,2 à 5,8 selon les années et les stations.

Cette étude de la fécondité, de la fertilité, de la sex-ratio et de la dynamique des populations de *Matsucoccus feytaudi* est la suite des trois publications qui ont étudié respectivement, la biologie générale et la phénologie (J. Riom et Gerbinot B., 1977), la régulation du cycle annuel et les comportements des stades mobiles (J. Riom et

J. P. Fabre, 1977), la structure des populations sur l'arbre (J. Riom, 1978). Elle sera suivie d'une étude comparée des facteurs de régulation des populations dans d'autres régions, en particulier dans le Sud-Ouest de la France, où l'espèce est endémique.

Introduction

La cochenille *M. feytaudi*, spécifique du Pin maritime, est largement répandue en France (Région Atlantique, Gard), en Espagne et au Maroc. A la suite de son introduction accidentelle dans le Sud-Est de la France, elle a pullulé et détruit la presque totalité des peuplements de Pin maritime de la région (D. Schwester *et al.*, 1970, Carle P., 1973).

L'espèce dont le cycle est bien connu (J. Riom et B. Gerbinot, 1977) a une seule génération par an ; les adultes émergent dans la région Maures-Estérel en février-mars, le décalage entre les stations pour le point 50 p. 100 des émergences peut aller jusqu'à 30-40 jours. Les L1 mobiles apparaissent en avril-mai, et les L2 apodes en septembre. Les L2 de la lignée mâle donnent des pronymphes mobiles en janvier.

Les comportements de déplacement des stades mobiles (J. Riom et J. P. Fabre, 1977) conditionnent les modalités de la colonisation de l'arbre. Le stade L1 a fait l'objet de nombreuses observations qui ont analysé les diverses séquences comportementales intervenant entre l'éclosion et la fixation. Cette étude a montré que les relations plantes-insectes étaient des plus simples, car l'espèce semble se comporter comme si l'arbre était un support inerte : ainsi les L1 se fixent souvent en des points où elle ne peuvent vivre.

L'étude des comportements de déplacement a permis de comprendre la structure des populations sur l'arbre (J. Riom, 1977) ; elle est très stéréotypée mais varie pour chaque stade en fonction du niveau de la population et de la morphologie de l'arbre.

L'espèce a pullulé dans le Sud-Est, par contre dans le Sud-Ouest où l'espèce est endémique, aucun cas de pullulation n'a été, jusqu'à présent, détecté. J. Riom et B. Gerbinot (1977) ont montré que le niveau relativement faible des populations de la cochenille dans le Sud-Ouest de la France ne provenait pas de la différence entre les pins maritimes du Sud-Est et du Sud-Ouest ; certains (Fieschi et Gaussen, 1932) ont fait du pin du Sud-Est une espèce différente (*Pinus mesogeensis*, F. et G.), P. Carle, de son côté (1968, a, b, c, 1971, 1973), utilise le terme de pin mésogéen ; vis-à-vis de *M. feytaudi*, on peut considérer que les diverses races, provenances ou espèces (selon la terminologie employée par les divers auteurs) de Pin maritime se comportent fondamentalement de la même façon, et que l'explicatif des pullulations ou des non pullulations de l'espèce est à chercher ailleurs.

1. — Fécondité et fertilité

La fécondité des diverses espèces de *Matsucoccus* est très variable : Boratynski (1952) indique que la moyenne pour la génération d'été de *M. pini* est de soixante et un œufs ; R. Rieux (1973) trouve pour la même espèce, mais sous sa forme sexuée, une fécondité plus importante, qui varie de cent dix-sept à cent quarante-cinq œufs ; cette variation semble liée aux stations ; Bodenheimer et Neumark (1955) en ce qui

concerne *M. josephi* ont constaté une fécondité moyenne de trois cent trente-six œufs, les grosses femelles peuvent pondre de quatre cent soixante à six cent quatre-vingt-quatre œufs et les petites de quatre-vingt-dix à deux cent dix œufs ; Parr T. J. (1939) trouve deux cent quatre-vingt-treize œufs pour *M. gallicolus* ; Morrison et Kenzie (1942) cent quatre-vingt-quatorze œufs chez *M. bisetosus*.

Ducasse (1938 et 1941) indique pour *M. feytaudi* une fécondité de cinquante à trois cents œufs dans le Sud-Ouest de la France, en se basant seulement sur l'examen de quelques individus.

L'étude de la fécondité et de la fertilité de *M. feytaudi* dans la région Maures-Estérel analyse les variations en fonction des stations et cherche à mettre en évidence les facteurs biotiques ou abiotiques pouvant agir sur la fécondité, afin de les intégrer dans une analyse complète de la dynamique des populations.

L'élevage de *M. feytaudi* étant impossible au laboratoire, l'étude est basée uniquement sur des prélèvements effectués dans la nature.

La brièveté de la période d'émergence des femelles limitée à quelques jours par an (J. Riom et B. Gerbinot, 1977), complique l'étude.

Il a été possible d'analyser les variations individuelles de la fécondité et ses écarts dans diverses stations de la région Maures-Estérel. Des observations ont étudié les relations entre le poids, la taille et la fécondité afin de préparer une étude dans d'autres régions en mettant au point un critère simple et pratique permettant des observations sur une période plus longue que celle de l'éclosion des femelles, utilisable sur l'ensemble de l'aire de l'espèce.

1.1. — Variations individuelles de la fécondité

La récolte de pontes isolées dans les fissures des écorces, ou dans les canelures des bandes pièges en carton ondulé est facile, mais les œufs inclus dans les sécrétions cireuses de la femelle sont peu visibles et leur dénombrement difficile. Il suffit de placer la ponte dans une lame à concavité avec quelques gouttes de xylène ou de toluène pour rendre les cires transparentes et obtenir la séparation des œufs. Le comptage doit être fait à la loupe car les œufs ont une taille relativement réduite : en moyenne leur longueur est de 283 μ et leur largeur de 168.

Plusieurs centaines de pontes ont été analysées de cette façon ; la figure 1 montre les résultats sur cent soixante-douze pontes prélevées en 1967, dans divers lieux situés dans les Maures. Les résultats s'écartent peu d'observations complémentaires effectuées les années suivantes.

La fécondité des femelles varie de cent à cinq cent cinquante, ces extrêmes représentent une très faible proportion de la population (moins de 2 p. 100). Pratiquement plus de 80 p. 100 de la population a une fécondité comprise entre les classes deux cents et quatre cents, soit entre cent soixante-quinze et quatre cent vingt-cinq œufs et 47 p. 100 une fécondité de deux cent soixante-quinze à trois cent soixante-quinze.

Pour la construction des tables de vie dans la région Maures-Estérel l'on peut estimer que la fécondité moyenne de l'espèce est de l'ordre de trois cent vingt œufs.

Lorsque la femelle a fini sa ponte, il reste toujours quelques œufs dans son abdomen ; il n'en est pas tenu compte lors des dépouillements car ces œufs sont stériles chez *M. feytaudi*. Taketani (1972) constate le même phénomène chez *M. matsumurae*

Fréquence des
fécondités en p. 100

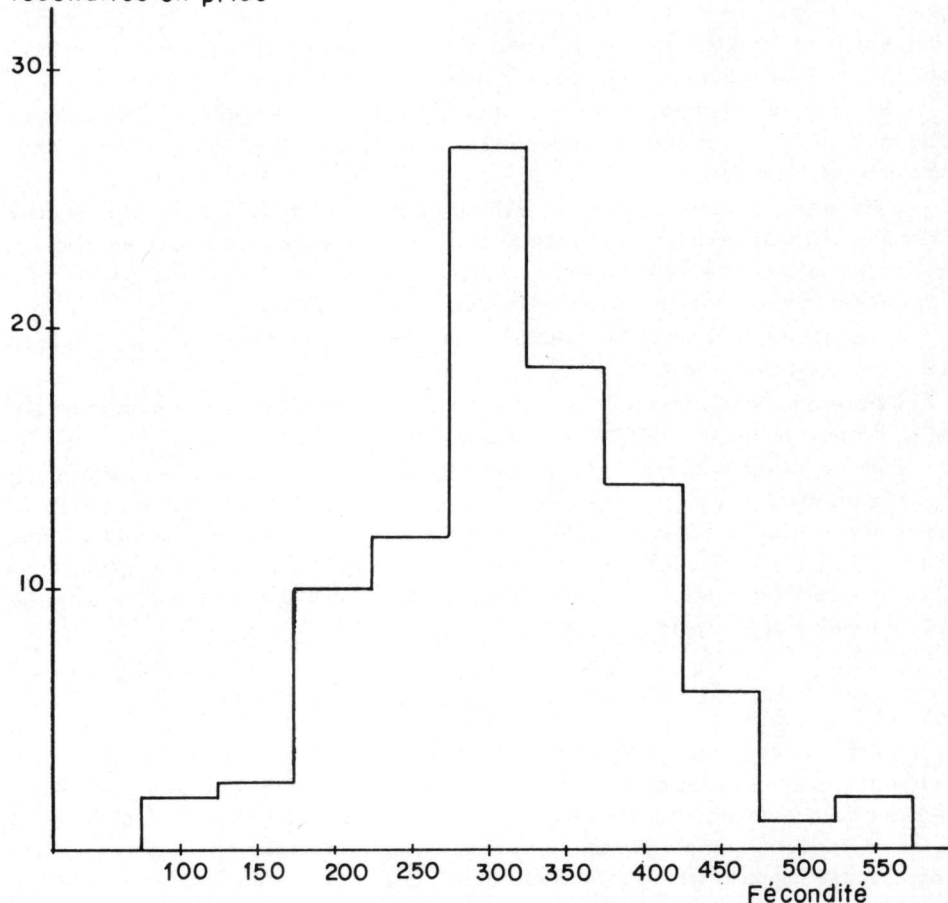


FIG. 1. — Histogramme de fréquence de la fécondité des femelles de *Matsucoccus feytaudi* (1972).

(Kuwana): pour une ponte moyenne de deux cent quatre-vingt-douze œufs, un reliquat de vingt-deux subsiste dans l'abdomen de la femelle. D'après Boratynsky (1952) les œufs restant dans l'abdomen des femelles de *M. pini* pourraient éclore et une partie des larves se dégager de l'abdomen de la mère. Ce phénomène n'a jamais été observé chez *M. feytaudi*.

1.2. — Variations de la taille et du poids des femelles

Le comptage des œufs englobés dans la cire est long et fastidieux. L'estimation de la taille des femelles ou de leur poids semble plus facile pour estimer la fécondité moyenne d'une population, à la condition évidente qu'il existe une bonne corrélation entre ces critères et la fécondité.

Pour mesurer la taille, les femelles sont après un léger potassage, placées durant plusieurs jours dans du chlorophénol puis montées entre lame et lamelle dans du milieu

de Berlese et les mensurations effectuées à la loupe binoculaire équipée d'un micro-mètre oculaire. La mesure ainsi effectuée est différente de celle obtenue sur des femelles vivantes : la taille de la femelle, écrasée entre lame et lamelle, est surestimée.

La longueur des femelles varie en général entre 2,5 et 5 mm et leur largeur de 1 à 2,5.

Pour l'étude du poids, nous prélevons en forêt des troncs infestés juste avant la période de mue imaginale. Ces troncs sont ramenés au laboratoire. Les femelles récoltées dès leur émergence sont immédiatement pesées.

Leur poids est très variable ; il peut varier de 0,25 à 4 mg, soit un rapport de un à seize entre les plus petites et les plus grosses. La figure 2 représente l'histogramme de fréquence des poids pour quatre cent quarante-quatre individus prélevés en divers lieux de la région Maures-Estérel. Les pesées ont été réparties en demi-milligrammes sur la figure, mais ont en réalité été effectuées par classes de 0,25 mg.

Fréquences des
poids en p. 100

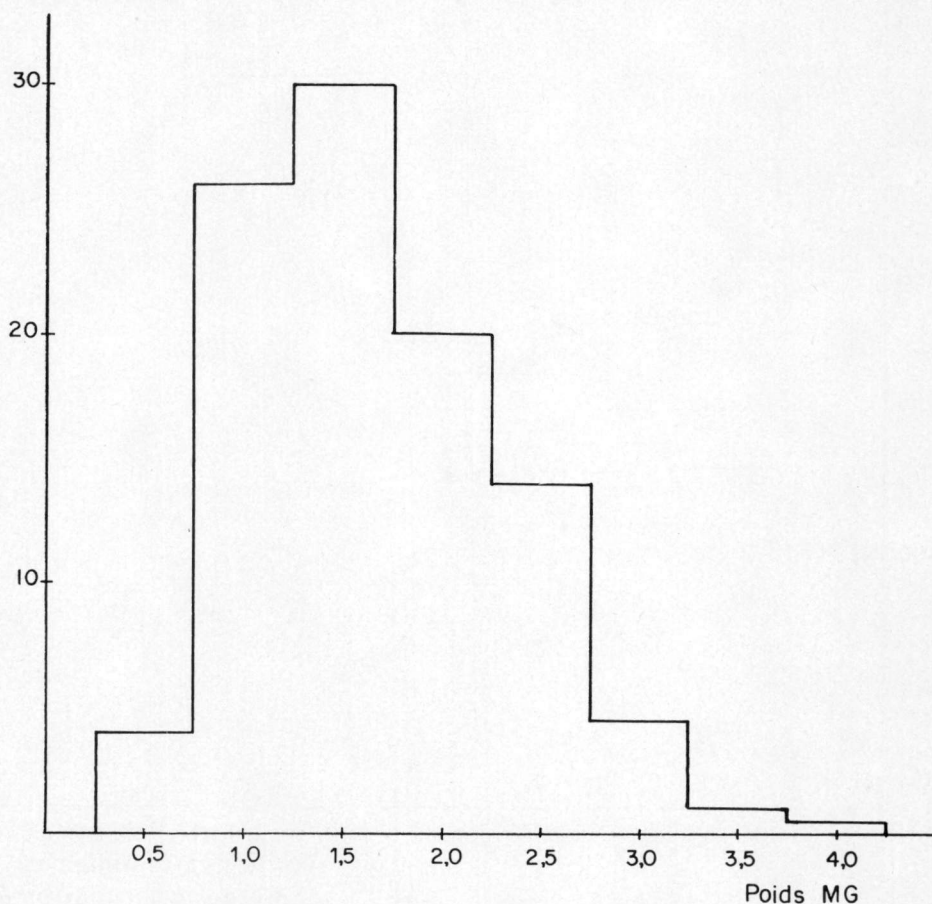


FIG. 2. — Histogramme de fréquence du poids des femelles de *Matsuoccus feytaudi* sur quatre cent quarante-quatre individus.

1.3. — Corrélations entre la taille, le poids et la fécondité

Des pontes de *M. feytaudi* sont récoltées dans la nature, avant les éclosions, les œufs comptés. Les dépouilles des femelles sont traitées et mesurées comme indiqué ci-dessus.

La figure 3 montre les résultats obtenus sur quarante pontes. La liaison entre la taille et la fécondité est nette, malgré le petit nombre d'échantillons pour les six classes considérées. Les classes un et deux ont une fécondité moyenne inférieure à deux cents œufs (cent quatre-vingts et cent quatre-vingt-cinq), les classes cinq et six une fécondité de deux cent quatre-vingt-cinq et deux cent quatre-vingt-dix respectivement.

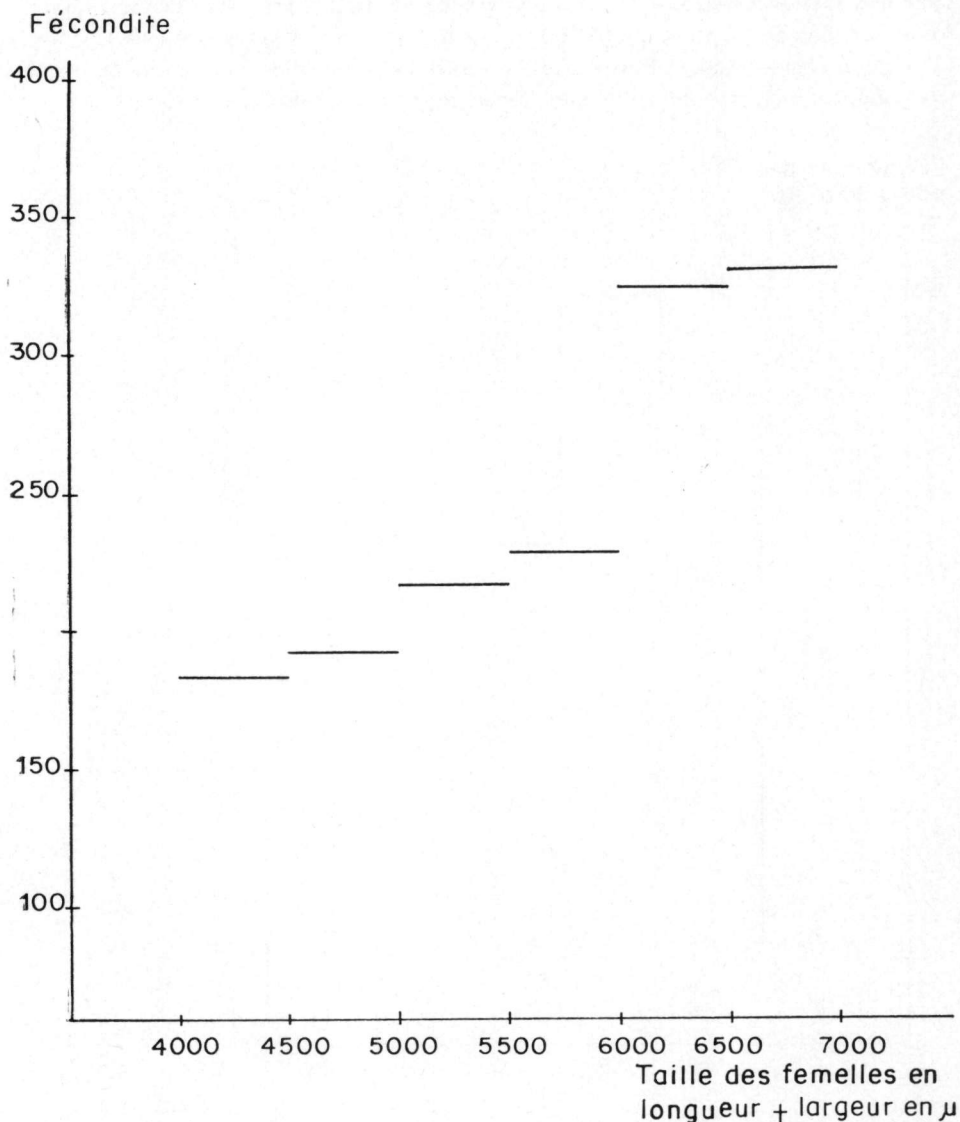


FIG. 3. — Liaisons entre la taille et la fécondité moyenne des femelles de *Matsucoccus feytaudi* réparties en six classes de taille.

La moyenne des fécondités des quarante femelles étudiées est inférieure à la moyenne de l'espèce (deux cents et deux cent trente pour les deux classes médianes, au lieu de trois cent vingt habituellement). Cette différence est sans importance sur la portée de ces observations dont le but est d'examiner si le « critère taille » des femelles, plus simple à analyser que le nombre d'œufs, peut suffire à une estimation de la fécondité moyenne d'une population. En effet, les pontes peuvent être prélevées dans la nature au cours d'une période d'un ou deux mois; les dépouilles des femelles persistent après la ponte pendant au moins un an dans les feuilletts des écorces, permettant ainsi l'étalement de la récolte dans les diverses régions étudiées.

1.4. — Variations locales de la fécondité et de la fertilité

Un prélèvement à raison de vingt-cinq pontes par parcelle effectué dans neuf parcelles réparties dans la région Maures-Estérel au printemps 1967 a contribué à définir les variations spatiales de la fécondité et de la fertilité dans des conditions naturelles.

Le prélèvement est fait après la fin des éclosions dans la nature; un comptage sous la loupe binoculaire du nombre d'œufs non éclos et du nombre de chorions vides donne à la fois la fécondité (chorions vides + œufs non éclos) et la fertilité

$$\left(\frac{\text{chorions vides} \times 100}{\text{fécondité}} \right).$$

La figure 4 montre le peu de variations de la fertilité (83 à 91 p. 100), que les

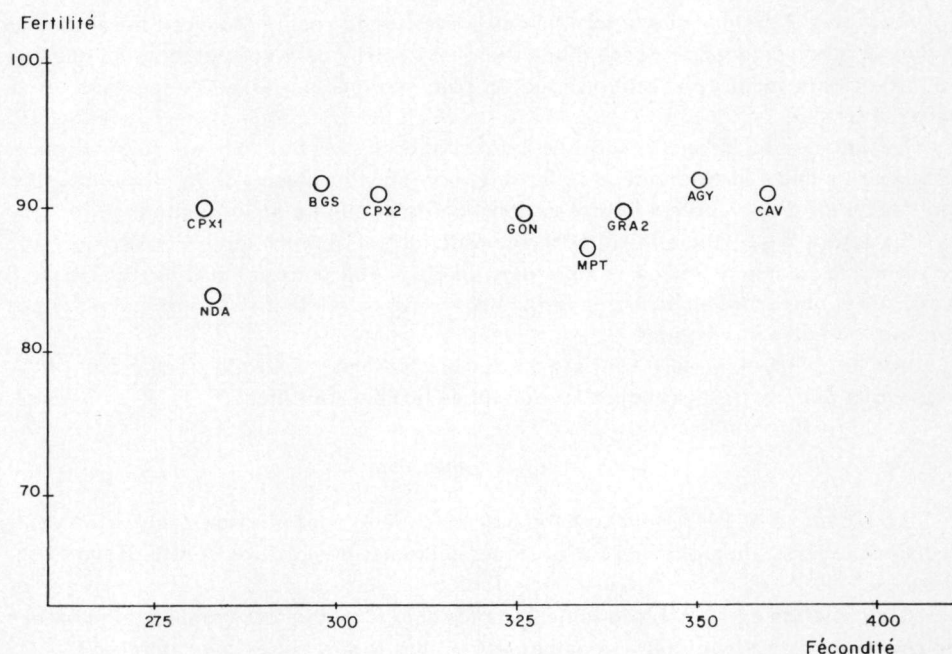


FIG. 4. — Variations de la fécondité et de la fertilité chez *Matsucoccus feytaudi* pour dix prélèvements de vingt-cinq pontes la même année et dans diverses placettes réparties dans le massif des Maures. Les symboles, indiquant les stations renvoient à la figure 1 de J. Riom et B. Gerbinot, 1977.

pontes proviennent du bord de mer (AGY (*), CAV (*)), de l'intérieur des Maures (GON (*), NDA (*)) ou de la limite Maures-Estérel (BGS (*)) ; par contre, la moyenne des fécondités s'étale pour les extrêmes de deux cent quatre-vingt-deux (CPX 1 (*)) à trois cent soixante (CAV (*)) œufs par femelle. Cette différence importante peut s'expliquer par l'influence directe du climat local sur la fécondité, ou bien par une variation de la fécondité liée à la décrépitude du végétal donc à l'ancienneté de l'attaque dans la parcelle étudiée.

La taille des femelles étant liée à la fécondité, la pesée des femelles récoltées dans une parcelle, sur des arbres, en début, en cours et en fin d'attaque, est suffisante pour décider de la validité de l'une ou l'autre des hypothèses émises.

1.5. — Facteurs influant sur la fécondité et la fertilité

Les mensurations de femelles et les estimations de fécondité, non plus dans des stations comme précédemment, mais sur des arbres d'état physiologique différent situés dans une même station montrent que, sur les arbres en début de colonisation, la fécondité est importante (supérieure à trois cent cinquante) et que, sur les arbres attaqués par la cochenille depuis de nombreuses années, la fécondité moyenne des femelles est plus faible (deux cent soixante-quinze à trois cents). La différence non seulement n'est pas très importante, mais en plus n'est décelable qu'avec des moyennes sur quelques dizaines d'individus : ce phénomène de variation de fécondité en fonction de l'état de décrépitude du végétal n'est donc pas une règle absolue mais seulement une tendance.

La figure 4 montre que la fertilité des pontes sur la région Maures-Estérel est très bonne et relativement homogène d'une station à l'autre : cette constatation indique que le microclimat local de la station joue un rôle négligeable ou peu important sur le taux de fertilité.

Le fait que la fécondité soit liée à la qualité du végétal indique qu'un rapport peut exister entre la fécondité et la fertilité, non plus au niveau de la moyenne entre stations, mais d'une ponte à l'autre en fonction de la qualité de la fixation.

La figure 5 qui étudie le rapport fécondité-fertilité montre qu'il n'en est rien. Sur les soixante pontes prises en compte plus de 80 p. 100 ont une fertilité supérieure à 85 p. 100 et une grande partie une fertilité comprise entre 90 et 100 p. 100 : il n'y a pas de relation entre la fécondité et la fertilité d'une ponte.

Aucun élément, si ce n'est l'action des prédateurs, tel l'*Anthocoride Elatophilus nigricornis* Zett. ne peut expliquer les baisses de fertilité constatées.

1.6. — Conclusion

La fécondité de *M. feytaudi* est très variable : elle peut aller de cent à cinq cents œufs par femelle ; la moyenne, sur quelques centaines de femelles, se situe à trois cent seize.

Une relation existe entre la taille, le poids et la fécondité des femelles ; le nombre de cas analysés est trop faible pour que la relation soit analysée avec précision.

(*) Les sigles qui indiquent les stations renvoient à la carte publiée précédemment (J. Riom et B. Gerbinot, 1977, fig. 1).

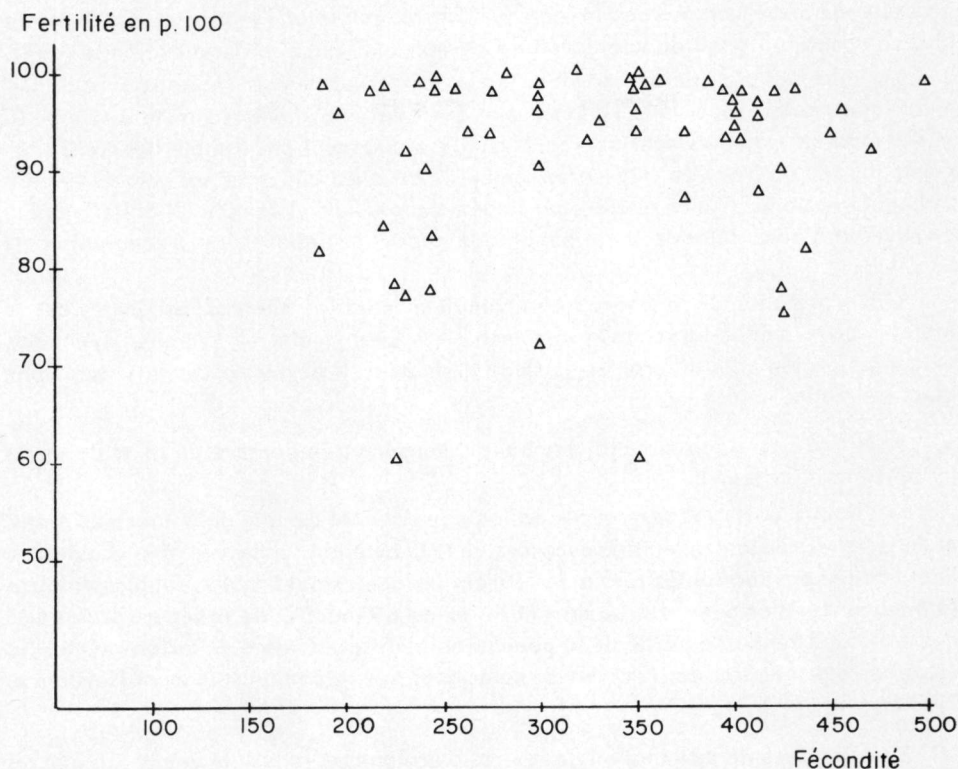


FIG. 5. — Relations entre la fécondité des femelles et la fertilité des œufs chez *Matsucoccus feytaudi*.

La fécondité moyenne varie d'une station à l'autre ; dans les cas étudiés, elle va de deux cent quatre-vingt à trois cent soixante. Ces variations de fécondité sont liées à l'état de « décrépitude » du végétal, lui-même en grande partie consécutif à l'ancienneté de l'attaque ; le microclimat des stations n'intervient que de façon très secondaire sur la fécondité, au moins dans la région Maures-Estérel objet de cette étude.

2. — Sex-ratio

Dans le genre *Matsucoccus*, la plupart des espèces sont bisexuées sauf *M. pini* Green, en Angleterre (Boratynsky, 1952) et *M. macrocitrices* Richard (Watson et al., 1960) qui sont parthénogénétiques.

Les mécanismes de la reproduction sont très variés chez les *Coccoidea* : les espèces sont, soit bisexuées, soit parthénogénétiques, soit même hermaphrodites autoféconds (par exemple : *Icerya purchasi* Mask., Pierantoni, 1940). Le mâle peut avoir une composition chromosomique haploïde ou diploïde. La seule étude sur le genre *Matsucoccus* a été faite par Hugues Schrader (1948) sur une espèce bisexuée : *M. gallicolus* Morr., 1939. Le mâle diploïde de cette espèce a trente-quatre chromosomes alors que la femelle en a quarante. La constitution diploïde du mâle et de la femelle, ainsi que la

présence de six chromosomes sexuels font de *M. gallicolus* l'espèce de *Coccoidea* la plus complexe au point de vue garniture chromosomique et différenciation sexuelle.

Les informations bibliographiques sur la sex-ratio des *Matsucoccus* sont pratiquement inexistantes. Seul Duda (1961) donne quelques informations sur *M. resinasae* B. et G., mais ses résultats sont aberrants car ils ne tiennent pas compte des comportements de déplacement du stade pronympe ; c'est ainsi que dans ses relevés le taux des mâles varie de 37 à 62 p. 100 pour la génération d'été et de 40 à 60 p. 100 pour la génération d'hiver selon le stade biologique auquel le prélèvement d'échantillon est effectué.

L'interprétation de la sex-ratio est complexe chez les *Matsucoccus* sexués car le mâle a deux stades larvaires supplémentaires pronympe et nymphe, ayant des exigences écologiques différentes du stade L2 femelle. Il devient nécessaire de définir deux sex-ratio :

- d'une part une sex-ratio génétique déterminant le nombre de L1 et de L2 de la lignée mâle et femelle,

- d'autre part, une sex-ratio « écologique » tenant compte du nombre de mâles et de femelles réellement en présence lors de la copulation : cette sex-ratio écologique tient compte des mortalités survenues durant les deux stades mâles supplémentaires (diminuée des mortalités des L2 durant la même période) et de la légère protandrie des mâles qui rend une partie de la population mâle « inefficace ». Parfois même, les éclosions des mâles et des femelles ne coïncident que très imparfaitement (J. Riom et J.-P. Fabre, 1979).

L'importance de cette notion de sex-ratio écologique se justifie par le fait que les deux stades supplémentaires des mâles montrent dans la nature des mortalités accidentelles dues à des phénomènes climatiques exceptionnels ; ces mortalités accidentelles variables, non seulement d'une année à l'autre, mais aussi d'une station à l'autre, rendent obligatoire la connaissance de la sex-ratio écologique pour l'élaboration des tables de vie annuelles, la détermination du taux de multiplication et la définition des facteurs de régulation des populations.

Il est de plus nécessaire d'étudier la sex-ratio en liaison avec les facteurs abiotiques du milieu et l'état physiologique du végétal ; on sait que chez *Quadraspidotus perniciosus* Comst., *Eulecanium corni* Bouché, la sex-ratio varie selon la saison et l'altitude.

En tenant compte des caractéristiques biologiques de l'espèce, plusieurs possibilités existent pour déterminer le taux des sexes :

- Les prénymphe mobiles sont plus petites que les femelles et comme toutes deux proviennent de larves de deuxième âge, on doit trouver des différences de mensurations dès ce stade ;

- les prénymphe éclosent avant les femelles, donc si un prélèvement est effectué à la fin des éclosions de prénymphe et avant celle des femelles, le comptage des L2 écloses et non écloses doit être significatif du taux des sexes ;

- les prénymphe tissent un cocon dans lequel se forme la nymphe ; le comptage sur la totalité d'un arbre des cocons et des L2 non écloses doit correspondre à la sex-ratio.

Ces trois méthodes sont apparemment utilisables pour la détermination de la sex-ratio, mais toutes présentent, pour des raisons différentes, un risque d'erreur important qu'il est souvent difficile de connaître. C'est pourquoi les trois méthodes ont été utilisées.

2.1. — Détermination de la sex-ratio par la mesure de L2

Les pronymphes étant plus petites que les femelles, les L2 de la lignée mâle et de la lignée femelle doivent se différencier, en principe, par leur taille. Cette hypothèse est confirmée par le fait que les L2 de petite taille donnent toujours des mâles et celles de grande taille des femelles.

L'étude a essayé de déterminer si cette observation est valable pour une population de L2 prise au hasard et à diverses époques.

Au moment de leur fixation les larves mesurent en moyenne $154\ \mu$ sur $390\ \mu$, alors qu'en fin de développement elles peuvent atteindre $3\ 000\ \mu$ de longueur : comme elles ne se déplacent pas et que leur volume augmente considérablement, leur forme dépend des espaces libres qui les entourent. Les larves isolées sont presque circulaires, les larves groupées sont souvent pyriformes. La figure 6 montre les rapports entre la longueur et la largeur pour cinquante larves récoltées en décembre. D'autres mesures non représentées ici confirment l'allure de cette répartition : les larves de petite taille semblent avoir un rapport longueur-largeur plus constant que celles de grande taille.

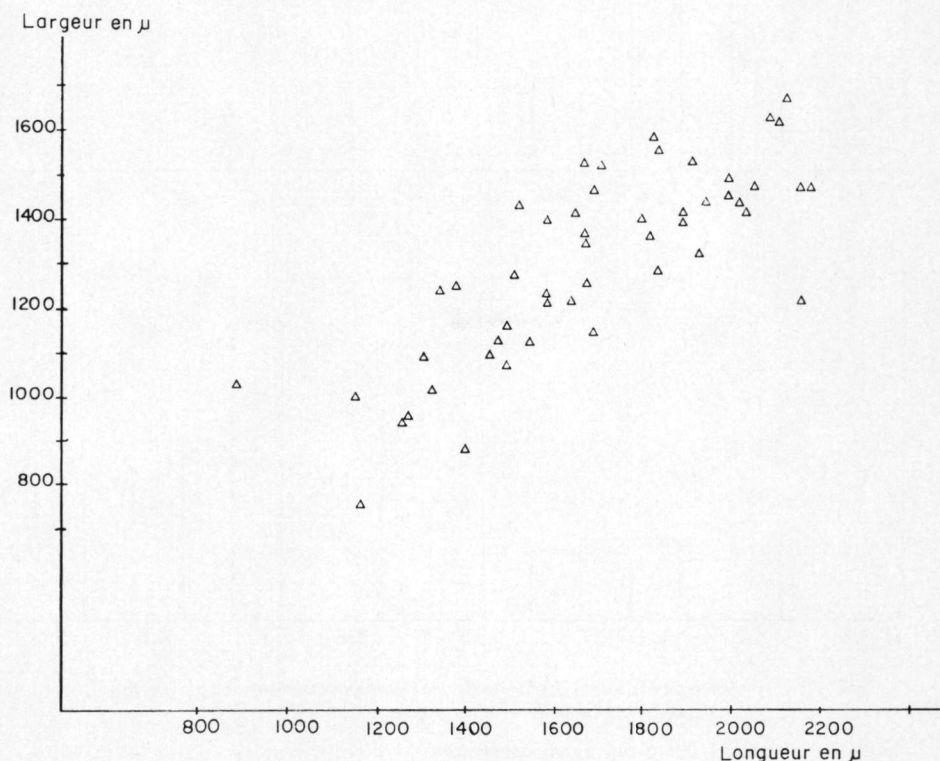


FIG. 6. — Relations entre la longueur et la largeur des larves de *Matsucoccus feytaudi* avant l'émergence des pronymphes.

Fréquences en p.100

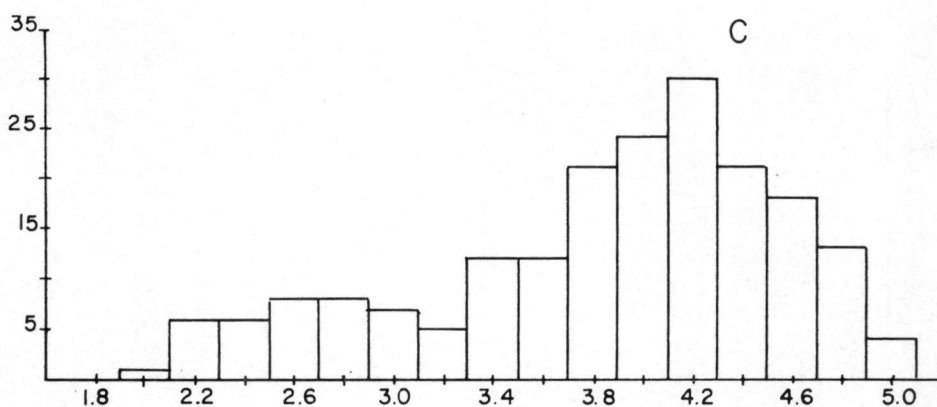
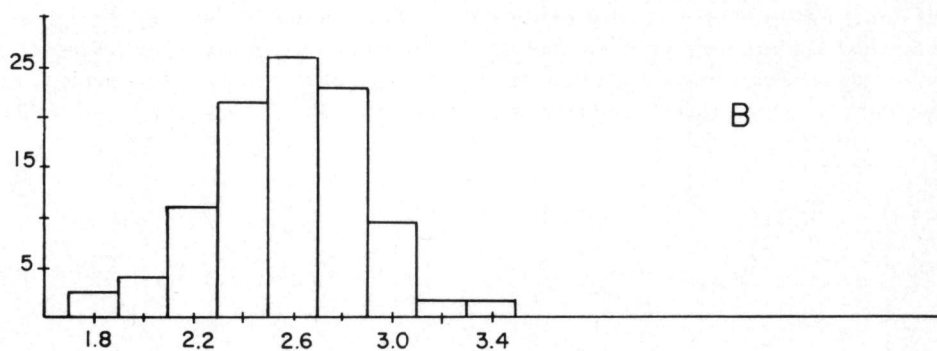
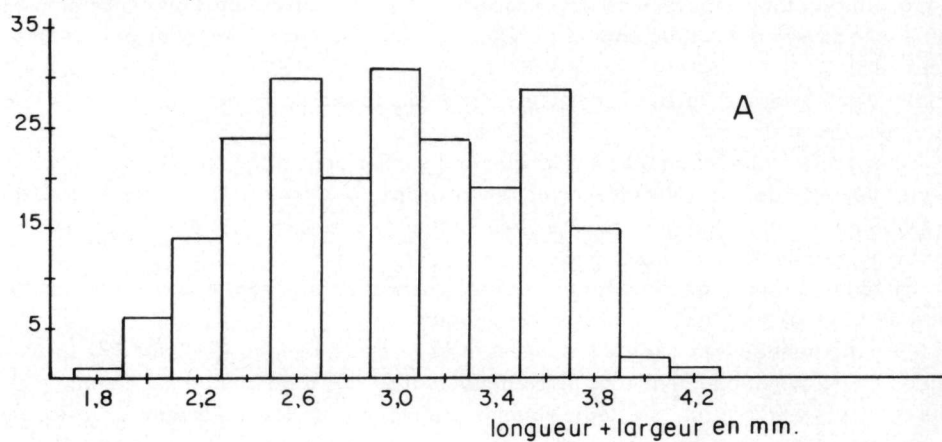


FIG. 7. — Distribution des tailles des larves de deuxième stade de *Matsucoccus feytaudi*, exprimées en longueur plus largeur en millimètres

A = avant l'éclosion des prénymphe (décembre) ;

B = dépouilles des L2 mâles (janvier) ;

C = dépouilles des L2 mâles et femelles.

Pour tenir compte au mieux de ces variations de forme, chaque larve a été mesurée au microscope avec un micromètre oculaire sur deux axes perpendiculaires et la taille exprimée en longueur plus largeur en microns.

Plusieurs séries de mesures ont été effectuées à diverses époques de l'année, en calant les prélèvements avec le cycle biologique, et en utilisant toujours la même méthode de montage :

— En décembre (21.12.73), soit 5 à 10 jours avant les premières sorties de pré-nymphes, l'histogramme obtenu ne permet pas de dissocier les deux sexes ; si l'on admet que le pic à 2,6 mm correspond à la population mâle, le pic 3,6 mm à la population femelle, la superposition des populations est importante et provoque un pic à 3,0 mm (fig. 7A).

— A la fin janvier, toutes les pré-nymphes ont émergé et les L2 vides appartiennent obligatoirement à la lignée mâle. L'histogramme de fréquence des tailles montre un pic situé à 2,6 mm ; il correspond bien au pic attribué à la population mâle dans l'histogramme précédent. Cet histogramme confirme le fait qu'en décembre les populations des deux sexes ne peuvent être différenciées (fig. 7B).

— En mai, lorsque toutes les femelles ont éclos, la mesure de L2 vides, correspondant donc à la population mâle et femelle, fait apparaître un histogramme avec un pic marqué à 4,2 mm (fig. 7C). La superposition à cet histogramme, de celui obtenu avec les L2 mâles, permet de soustraire de la population des deux sexes la population mâle, pour laquelle le pic se situe à 2,6 mm ; la population femelle est centrée autour de la taille 4,2 mm. Si l'on admet que la classe 3,2 mm correspond à la frontière entre les deux sexes, 20 p. 100 des larves appartiendraient à la lignée mâle et le reste, soit 80 p. 100, à la lignée femelle ; la sex-ratio serait de 4.

Ces chiffres qui paraissent étonnants seront discutés ultérieurement.

2.2. — Détermination de la sex-ratio par comptage de L2 écloses

Durant les quelques jours séparant la fin des éclosions des pré-nymphes et le début des éclosions des femelles, la discrimination des L2 des deux sexes est théoriquement aisée puisque les L2 de la lignée mâle sont écloses et les L2 de la lignée femelle non écloses. Cette analyse comprend néanmoins plusieurs sources d'erreurs d'importance inégale :

— Au début des éclosions des femelles, quelques pré-nymphes continuent encore d'éclore. La superposition est inférieure à 1 p. 1 000 donc négligeable.

— Environ 5 p. 100 des L2 meurent en fin de développement ; il est difficile de classer les L2 mortes dans un sexe plutôt qu'un autre. On peut estimer qu'un tiers appartient à la lignée mâle et deux tiers à la lignée femelle, par suite de la durée de développement plus longue pour la lignée femelle. Cette répartition semble moins arbitraire que d'attribuer à chaque sexe la moitié de la mortalité, surtout lorsqu'elle est due aux prédateurs dont l'action est proportionnelle à la durée du contact avec la proie.

— Les L2 non écloses ne peuvent se détacher de l'arbre car elles sont solidement fixées par les stylets et bloquées dans les fissures des écorces. Les exuvies par contre peuvent au moins pour partie tomber de l'arbre par jour de grand vent, surtout lorsqu'elles sont dans la partie mince du rithydome.

TABLEAU 1

Analyse du rapport des L2 femelles vivantes et des exuvies des L2 mâles portant sur trois arbres à raison de dix échantillons par arbre (83. Le Révérencier - 6.11.1970)

Arbre n° 1

Stade examiné	Echantillons n°8										Total	p. 100
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10		
L2 femelle.....	115	84	52	56	22	27	22	60	22	66	526	55
L2 mâle écloses.....	110	83	43	49	27	23	13	45	26	12	431	45
Total	225	167	95	105	49	50	35	105	48	78	957	100

Arbre n° 2

Stade examiné	Echantillons n°8										Total	p. 100
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10		
L2 femelle.....	215	84	50	36	22	50	61	82	39	102	741	52
L2 mâle écloses.....	210	83	43	49	27	60	68	57	38	51	686	48
Total	425	167	93	85	49	110	129	139	77	153	1 427	100

Arbre n° 3

Stade examiné	Echantillons n°8										Total	p. 100
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10		
L2 femelle.....	104	179	221	208	210	424	260	21	27	117	1 771	57
L2 mâle écloses.....	68	127	164	199	191	284	161	3	37	78	1 312	43
Total	172	306	385	407	401	708	421	24	64	195	3 083	100

Récapitulatif

Stade examiné	Arbre n° 1	Arbre n° 2	Arbre n° 3	Total	p. 100 moyen
p. 100 de L2 femelle.....	55	52	57	164	54,7
p. 100 de L2 mâle écloses....	45	48	43	136	45,3

Cette dernière source d'erreur, sans doute la plus importante, est difficile sinon impossible à chiffrer ; on peut cependant essayer de limiter son importance en étudiant des troncs à fissures étroites et profondes.

Le tableau 1 montre les résultats obtenus avec l'analyse de trois arbres, sur lesquels dix échantillons (10 cm de tronc pour chaque échantillon) ont été dépouillés. La différence de la sex-ratio est, d'un arbre à l'autre, au maximum de 5 p. 100 et, sur les cinq mille quatre cent soixante-sept larves examinées, 54,7 p. 100 appartiennent au sexe femelle ; si ce chiffre est corrigé des 5 p. 100 de mortalité attribués pour un tiers à la lignée mâle et deux tiers à la lignée femelle, le taux des L2 donnant des femelles s'établit ainsi :

$$\text{p. 100 de L2 } \text{♀} = \frac{\left(54,7 - 5 \times \frac{2}{3}\right) 100}{95} = 54,07$$

Ces résultats ont été obtenus sur des arbres de 3 m ; une série de vingt arbres de 5 à 8 m ont fait l'objet d'une analyse identique, un rondin de 10 cm de haut étant prélevé tous les 25 cm. La figure 8 montre le résultat en calculant la sex-ratio d'après le rapport L2 vivantes sur L2 vides : sur la moitié des arbres, la sex-ratio est comprise entre 1 et 2 et pour huit arbres elle est supérieure à 2. Ce résultat est donc contradictoire avec celui obtenu précédemment par la même méthode et la même année ; les seules différences entre les deux expériences viennent de la taille des arbres étudiés (3 à 4 m dans un cas, 5 à 8 m dans l'autre) et de la parcelle (Révérancier dans un cas, les Canebières dans l'autre).

D'autres relevés effectués dans des parcelles différentes donnent des résultats aussi irréguliers. Il faut admettre :

- soit une conservation différente des L2 vides sur les divers arbres étudiés.
- soit une sex-ratio variable, ce qui paraît peu probable,
- soit des erreurs systématiques lors des dépouillements.

La première source d'erreurs est sûre : un certain nombre de L2 vides sont soit emportées par le vent, soit consommées par la faune détritivore présente dans les fissures des écorces ; la troisième paraît peu probable, car plusieurs observateurs ont participé aux dépouillements et leurs analyses sont comparables.

2.3. — Détermination au stade nymphe

Entre la fin des sorties des L2 de la lignée mâle et le début des émergences des femelles, les populations des deux sexes sont faciles à différencier puisque la population mâle est sous forme de cocons et la population femelle sous forme de L2 (J. Riom et B. Gerbinot, 1978).

Comme les L2 mâles se nymphosent toujours en dessous de leur point d'émergence (J. Riom et J.-P. Fabre, 1978) et souvent à la partie inférieure de l'arbre, le prélèvement de rondins doit être fait sur l'ensemble de l'arbre. Les courbes de répartition comparées des L2 ♀ et des nymphes (J. Riom, 1978) montrent, selon le point de prélèvement, une population en totalité mâle en bas du fût, femelle en haut presque du fût,

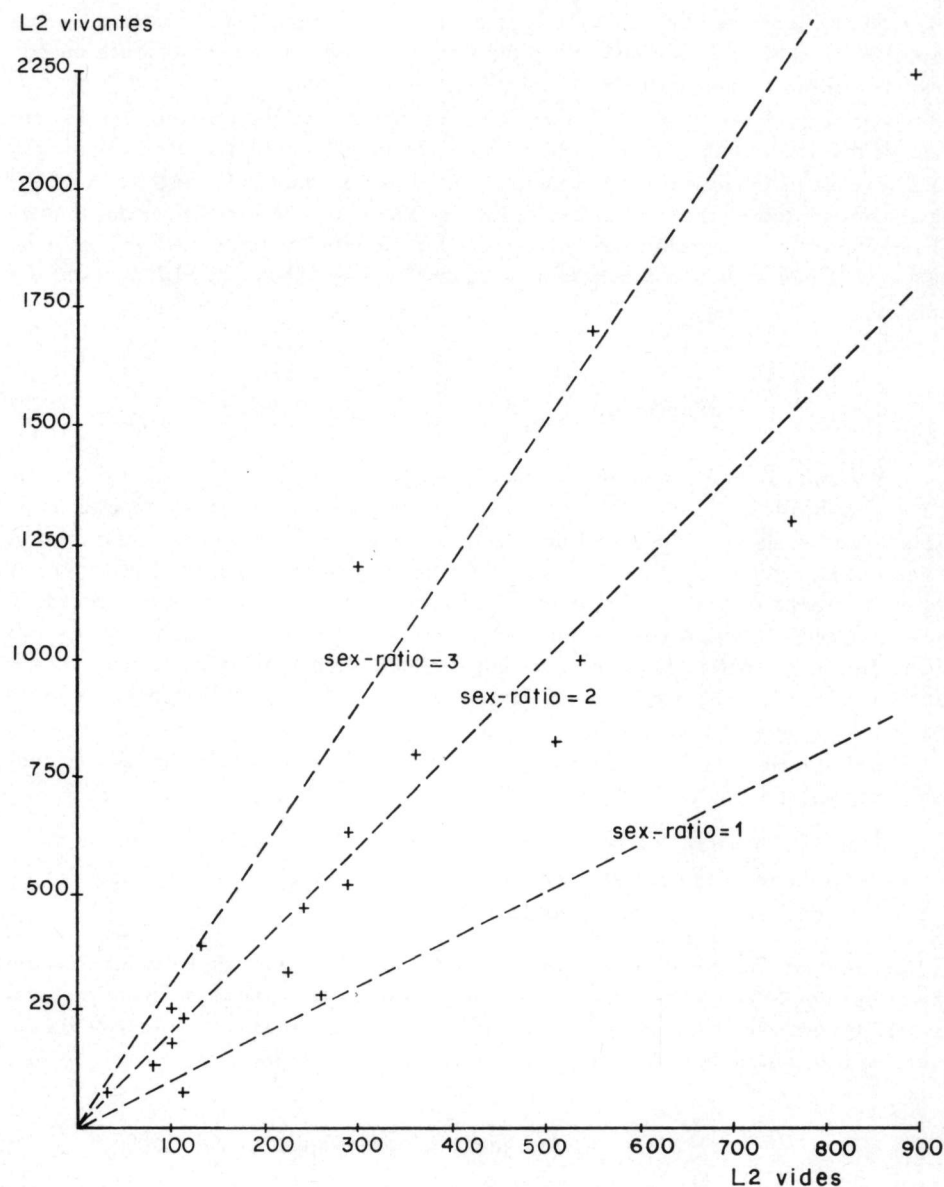


FIG. 8. — Sex-ratio de *Matsucoccus feytaudi* obtenue en comptant les L2 vides (lignée mâle) et vivantes (lignée femelle) sur vingt arbres.

et mélangée entre les deux. Un tel relevé fait sur vingt-quatre arbres de 5 à 8 m (fig. 9) montre que la sex-ratio peut varier de 0,5 à 2.

Il est peu probable que cette variation corresponde à la réalité ; une source d'erreur importante vient du fait que les arbres autorégulés (J. Riom, 1978), à faible population sur le fût, ont une population de L2 importante sur le houppier et les pronymphes

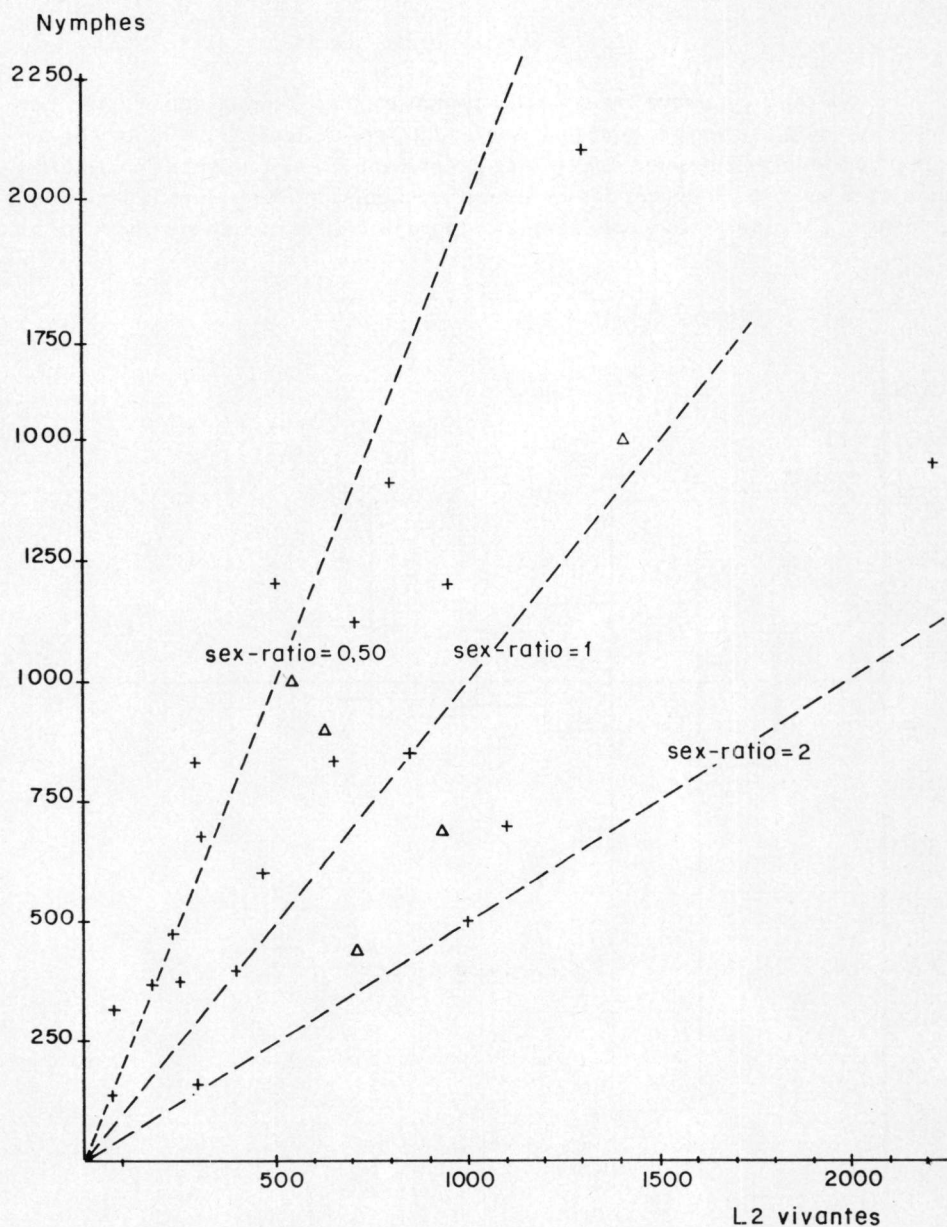


FIG. 9. — Relation entre le nombre de nymphes (lignée mâle) et de L2 vivantes (lignée femelle) de *Matsucoccus feytaudi* pour vingt-quatre arbres de 5 à 8 m dans deux stations (en 1968 et en 1970 plus dans la station Canebières).

issues de ces L2 migrent sur le fût, tandis que les larves ♀ restent en place, diminuant ainsi la sex-ratio réelle.

Pour les arbres sur lesquels la sex-ratio est voisine de 2 aucune explication n'apparaît plausible.

2.4. — Sex-ratio écologique

La sex-ratio génétique ou sex-ratio primaire peut, comme indiqué précédemment, être modifiée par des mortalités survenant dans la lignée mâle et femelle avec une intensité différente selon le sexe : ce phénomène prend une importance particulière chez les cochenilles, qui ont un nombre de stades différents dans la lignée mâle et femelle. Cet aspect sera étudié dans le chapitre mortalités aux divers stades.

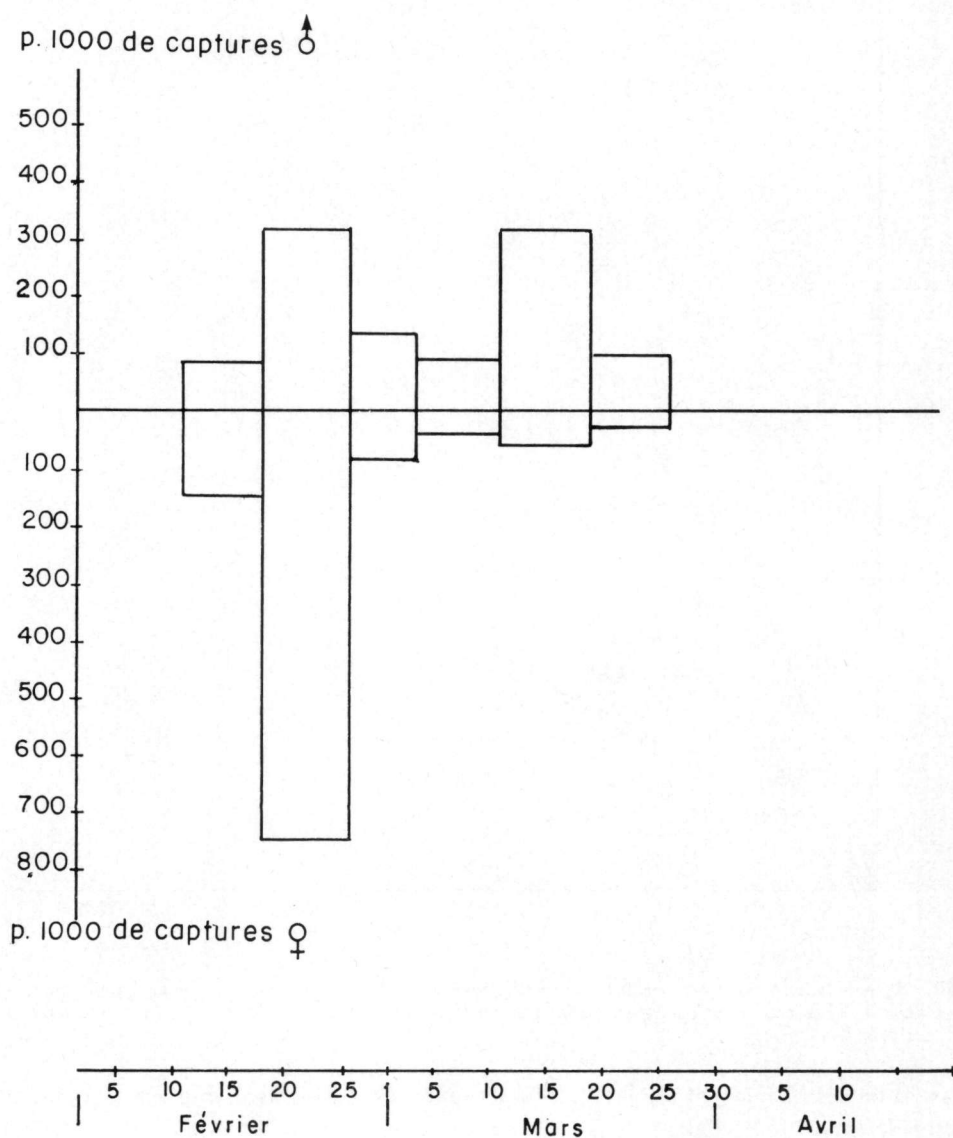


FIG. 10. — Evolution des captures des deux sexes de *Matsucoccus feytaudi* durant six périodes de piégeage (1970 parcelle Rouet).

Une deuxième possibilité de modification de la sex-ratio primaire vient de ce que les exigences thermiques ne sont pas les mêmes pour la lignée mâle et femelle ; les pronymphes placées dans les grosses fissures du rithydome subissent les conditions thermiques de l'air ambiant et du rayonnement solaire tandis que, pour les L2 de la lignée femelle placées tout au fond des fissures du rithydome, les variations de température sont tamponnées : cette différence dans les exigences thermiques des deux sexes conditionnent leurs possibilités de rencontre.

La figure 10 montre le rythme des captures des mâles et des femelles pour la parcelle Rouet en 1970. Les femelles peuvent rester en posture d'appel 24 à 36 h et ainsi compenser le rythme journalier des éclosions différent pour les mâles et les femelles (Riom et Fabre, 1977). Les mâles, par contre, ont une durée de vie très courte, elle ne dépasse pas quelques heures ; une femelle ne peut donc être en général fécondée que par un mâle éclos le jour même. Le calcul des probabilités de rencontre des mâles et des femelles, effectué d'après les éléments de la figure 10, montre que seulement 55 p. 100 des femelles seront fécondées.

Riom et Fabre (1978) ont décrit, sous le nom de décalage phénologique des deux sexes, le fait que les mâles et les femelles n'éclosent pas toujours au même moment : ainsi, en 1970, dans certaines stations, seulement 55 p. 100 des femelles ont pu être fécondées.

Cette étude a été répétée deux années consécutives dans six stations de la région Maures-Estérel : les résultats sont différents d'une année sur l'autre dans les mêmes stations (tabl. 2).

TABLEAU 2

*Pour mille de femelles de M. feytaudi ayant pu être fécondées
dans six stations de la région Maures-Estérel en 1969 et 1970*

	Malpasset	Campaux	Canebières	Bagnols	Bouverie	Rouet
1969	885	661	941	918	645	745
1970	896	871	783	667	636	550

Dans la parcelle Malpasset, la plus froide, la coïncidence est relativement bonne ; dans les parcelles Rouet et Bouverie, se réchauffant rapidement durant la journée, la coïncidence est souvent mauvaise.

Cette coïncidence, variable d'une année à l'autre, et, la même année, d'une station à l'autre, s'explique de deux façons :

- les exigences thermiques différentes des L2 femelles et des nymphes en cocon ;
- les variations importantes de température durant les mois de février et mars dans la région des Maures.

- Les exigences thermiques différentes sont démontrées par les résultats de l'expérience représentée sur la figure 11. Des portions de fût sont placées début février à diverses températures constantes et les émergences des mâles et des femelles suivies quotidiennement. A 10°, il s'écoule un mois entre les points 50 p. 100 des éclosions des mâles et des femelles ; cet écart se resserre de plus en plus pour les températures

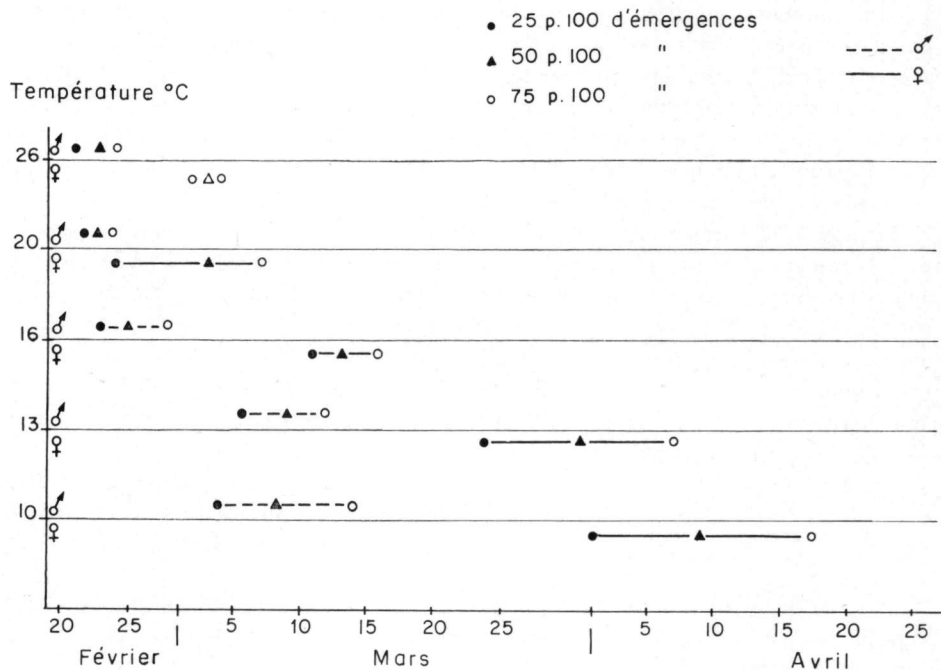


FIG. 11. — Décalage des émergences des mâles et des femelles de *Matsucoccus feytaudi* à température constante.

plus élevées. Cette expérience montre donc qu'à température constante la probabilité que les mâles et les femelles puissent se rencontrer est extrêmement réduite pour les températures élevées (20 et 25 °C) et nulle pour les températures inférieures à 20 °C.

● Les variations de températures sont importantes d'un jour sur l'autre dans les Maures en février-mars : elles entraînent des décalages entre les éclosions des mâles et des femelles à cause d'une autre caractéristique de l'espèce. En effet, les mâles formés dans les cocons réagissent très vite à une température élevée : quelques dizaines de minutes à 20-25° suffisent pour provoquer leur émergence ; les femelles réagissent plus lentement : si le cycle thermique jour-nuit est important, ce phénomène intervient. Si par contre les températures sont basses, avec une faible amplitude thermique jour-nuit, les femelles émergent, tandis que les mâles sont bloqués dans les cocons par des maximums trop bas pour permettre leur émergence. Ces mécanismes servent habituellement à obtenir un bon calage des éclosions des mâles et des femelles : dans les Maures, ces mêmes mécanismes s'avèrent inadaptés aux conditions climatologiques de cette région.

2.5. — Conclusion

Les trois méthodes utilisées précédemment pour déterminer la sex-ratio à diverses périodes du développement de l'espèce ont donné des résultats différents et irréguliers, puisqu'on obtient comme valeurs moyennes :

- 4 avec la mesure des L2,
- 2,19 avec le rapport L2 vivantes et L2 vides,

— ou 1,19 avec le même rapport dans une autre station (sur cinq mille cinq cents individus).

— 1,96 avec le rapport L2 vivantes et L2 vides plus mortes (sur vingt et un mille L2).

— 0,8 au stade nymphe.

Il ne semble pas que l'hypothèse d'une variabilité d'un arbre à l'autre de la sex-ratio, quoique connue chez d'autres espèces de cochenilles, puisse être prise en compte, car sur les figures 8 et 9, que la population soit forte, moyenne ou faible, la dispersion des points est du même ordre.

Les chiffres moyens, par contre, sont soit surestimés, soit sous-estimés, selon la méthode employée :

— la sex-ratio de 4 obtenue avec la mesure des L2 à partir de mesures faites en mai sur une population mâle qui a émergé en janvier, et une population femelle qui a émergé en mars-avril, est surestimée car les L2 vides disparaissent ; elles sont consommées par la faune détritivore ou emportées par le vent ;

— la sex-ratio de 2,19, 1,96 et 1,19, obtenue avec le rapport L2 vides et L2 vivantes, est elle aussi surestimée car une partie de L2 vides doit avoir aussi disparu ;

— la sex-ratio de 0,8 est sous-estimée car une partie des prénymphe qui ont émergé sur le houpier se retrouvent sur le fût.

Plus de trente mille individus ont été dénombrés pour cette étude, malgré cela il reste impossible de savoir quelle est la sex-ratio exacte. Faire la moyenne des sex-ratio obtenus avec les diverses méthodes serait aléatoire.

Le résultat le plus homogène est celui fourni par le comptage des L2 femelles et des exuvies de L2 mâles sur des échantillons à fissures étroites (tabl. 1) : dans la suite de l'étude, il sera tenu compte de ce résultat :

$$\text{Sex-ratio} = \frac{54,07}{45,93} = 1,18 \neq 1,2.$$

Cette incertitude sur la sex-ratio ne change pas fondamentalement les résultats de l'étude de la dynamique des populations : il sera facile de recalculer les données si, entre-temps, une nouvelle méthode permettrait de déterminer la sex-ratio exacte.

Le fait important de cette étude est la démonstration de la grande variation du taux des sexes réellement en présence au moment de l'émergence ; cette notion de *sex-ratio écologique* tient compte de deux phénomènes :

— d'une part, les mortalités souvent accidentelles (micro-climatiques) qui diminuent la population mâle (nymphe),

— d'autre part, le décalage phénologique des émergences des deux sexes qui réduit fortement les probabilités de rencontre des mâles et des femelles.

L'incidence de ces phénomènes d'origine climatique sur la dynamique des populations sera examinée dans la quatrième partie de cette étude.

3. — Méthodes d'étude des populations

Les publications de Riom et Gerbinot (1977), Riom et Fabre (1977) et Riom (1977) se rapportant à la biologie et l'écologie de *M. feytaudi* ont souvent utilisé des méthodes d'échantillonnage des populations identiques ; il a paru préférable, pour alléger ces textes, de regrouper ici la description des méthodes les plus importantes. Ces méthodes

sont classiques pour certaines, originales pour d'autres ; on peut les grouper en deux catégories :

- les méthodes directes qui analysent par comptage la population de cochenilles présente sur une partie de tronc, prélevé évidemment selon certaines normes,
- les méthodes indirectes qui utilisent une technique de piégeage basée sur le comportement des individus, et capturent une partie de la population.

Etant donné la relativité des résultats fournis par les méthodes indirectes, la plus grande partie du travail sur la dynamique des populations a été basée sur le dépouillement direct d'échantillons ; les méthodes indirectes ont été utilisées pour la comparaison, en général dans un même peuplement, des niveaux des populations à la suite de diverses expérimentations.

Les méthodes d'échantillonnage direct sont longues (il faut souvent plusieurs heures pour analyser un morceau de fût de 10 cm) mais fournissent des résultats précis ; les méthodes indirectes sont rapides mais ne donnent la plupart du temps que des indications approximatives sur le niveau des populations.

Dans les peuplements de Pin maritime des Maures et de l'Estérel en cours de colonisation, des arbres indemnes voisinent avec des arbres très infestés et progressivement tous les arbres sont colonisés.

Un prélèvement de n échantillons dans un peuplement en cours d'infestation donne peu d'informations sur le taux de multiplication de l'espèce mais permet seulement de faire un constat du niveau moyen de cochenilles dans ce peuplement : ce niveau moyen est représentatif de l'ancienneté de l'infestation.

L'objectif de l'étude de l'écologie et de la dynamique des populations de *M. feytaudi* étant de déterminer les mécanismes de la pullulation dans diverses stations, les prélèvements ont cherché à éliminer l'effet de l'ancienneté de l'infestation : dans les divers peuplements forestiers étudiés, on a prélevé, tous les ans, des arbres en début d'infestation, en cours d'infestation et des arbres autorégulés, afin de cerner au mieux les variations annuelles du taux de multiplication dans les diverses stations.

3.1. — Méthodes directes

La publication de Riom (1977) consacrée à l'étude de la structure des populations de *M. feytaudi* sur l'arbre a montré la relative homogénéité des courbes de répartition des divers stades de la cochenille sur le fût ; les insectes fixés dans le houppier ont par contre une structure beaucoup plus hétérogène : les larves sont souvent concentrées sur les écailles qui recouvrent les rameaux, aux points de séparation des croissances annuelles ; sur les arbres infestés depuis plusieurs années, d'assez nombreuses larves se fixent au fond des morsures de nutrition du coléoptère *Pissodes notatus* F. ; de plus, une partie non négligeable des larves vit dans les gaines des pseudophylles.

Durant le début de la phase de colonisation de l'arbre une population très faible vit sur le houppier ; par contre, en fin de colonisation, le houppier peut héberger 95 p. 100 de la population totale de l'arbre, ce qui rend indispensable son étude, et justifie une méthode d'échantillonnage particulière.

En général, les prélèvements d'arbres à étudier par les méthodes directes ne peuvent être faits au hasard, car les populations étant très hétérogènes d'un arbre à l'autre, le nombre d'échantillons à prélever se serait révélé incompatible avec les

moyens disponibles. Lorsque cela a été possible, une étude préliminaire avec les méthodes indirectes a servi à classer les arbres en grandes catégories pour améliorer la représentativité du prélèvement ; de plus, au moment de la coupe, des observations ponctuelles en divers points du tronc ont servi à compléter le classement.

3.11. *Etude des populations sur fût.*

Etant donné la structure des peuplements forestiers de la région Maures-Estérel liée en grande partie à la fréquence des incendies, la majorité des arbres analysés dans cette étude avait des hauteurs en général comprises entre 8 et 10 m.

Les interventions sylvicoles, en particulier les éclaircies, étant peu fréquentes, les peuplements étudiés présentaient un nombre de tiges/ha supérieur aux normes habituelles ; de ce fait, un prélèvement, par abattage d'arbres, ne posait donc pas de problème : l'essentiel de l'étude de la structure des populations de *M. feytaudi* et de sa dynamique a été basée sur une technique de prélèvement nécessitant l'abattage d'un nombre d'arbres parfois important.

La figure 12 schématise les types d'échantillonnages utilisés. L'échantillonnage normal est basé sur le prélèvement de 10 cm de tronc tous les 25 cm, ce qui représente les 2/5 de la totalité de l'échantillon. Ce prélèvement de 2/5 est indispensable pour étudier les courbes de répartition verticale des populations sur l'arbre, mais est trop élevé lorsqu'il s'agit de comparer le niveau moyen des populations sur divers individus d'un peuplement forestier.

Dans ces cas, une méthode simplifiée ne prélevant que le 1/5 est suffisante (fig. 12). Les dépouillements sont effectués séquentiellement avec ces deux techniques de prélèvement ; un trait de scie délimite une longueur de 5 cm, si la population rencontrée sur l'échantillon est faible les 5 cm restants sont analysés ; si la population est supérieure à vingt-cinq pour les pontes, à cent pour les larves les 5 cm restants ne sont pas dépouillés.

En hauteur, le dernier rondin prélevé est situé dans la zone d'écorce lisse, qui habituellement n'héberge pas de larves de *M. feytaudi* ; dans tout prélèvement la base du fût près du sol est toujours analysée à part, car, souvent, elle héberge une population importante de nymphes en cocons, surtout sur les arbres à écorce fine.

3.12. — *Etudes des populations sur houppier.*

Les populations sur houppier sont, pour plusieurs raisons, extrêmement irrégulières d'un échantillon à l'autre : en début de phase de colonisation elles sont peu importantes par rapport à la population du fût ; en fin de colonisation elles peuvent représenter 95 p. 100 de la population totale de l'arbre (Riom, 1977).

Seul un dépouillement complet, sur une branche entière, peut donner une image correcte de la population de cette branche car les différences morphologiques sont importantes d'une branche à l'autre, surtout pour les arbres attaqués depuis plusieurs années.

Le dépouillement direct est long et fastidieux, de plus les échantillons très volumineux ne rendent pas possible leur stockage au congélateur ; la méthode utilisée pour l'étude des populations du houppier a donc été basée sur l'utilisation des éclosiers (cf. § 3.1.5) : selon le volume de l'arbre, la moitié ou le quart des branches est prélevé.

Hauteur en m.

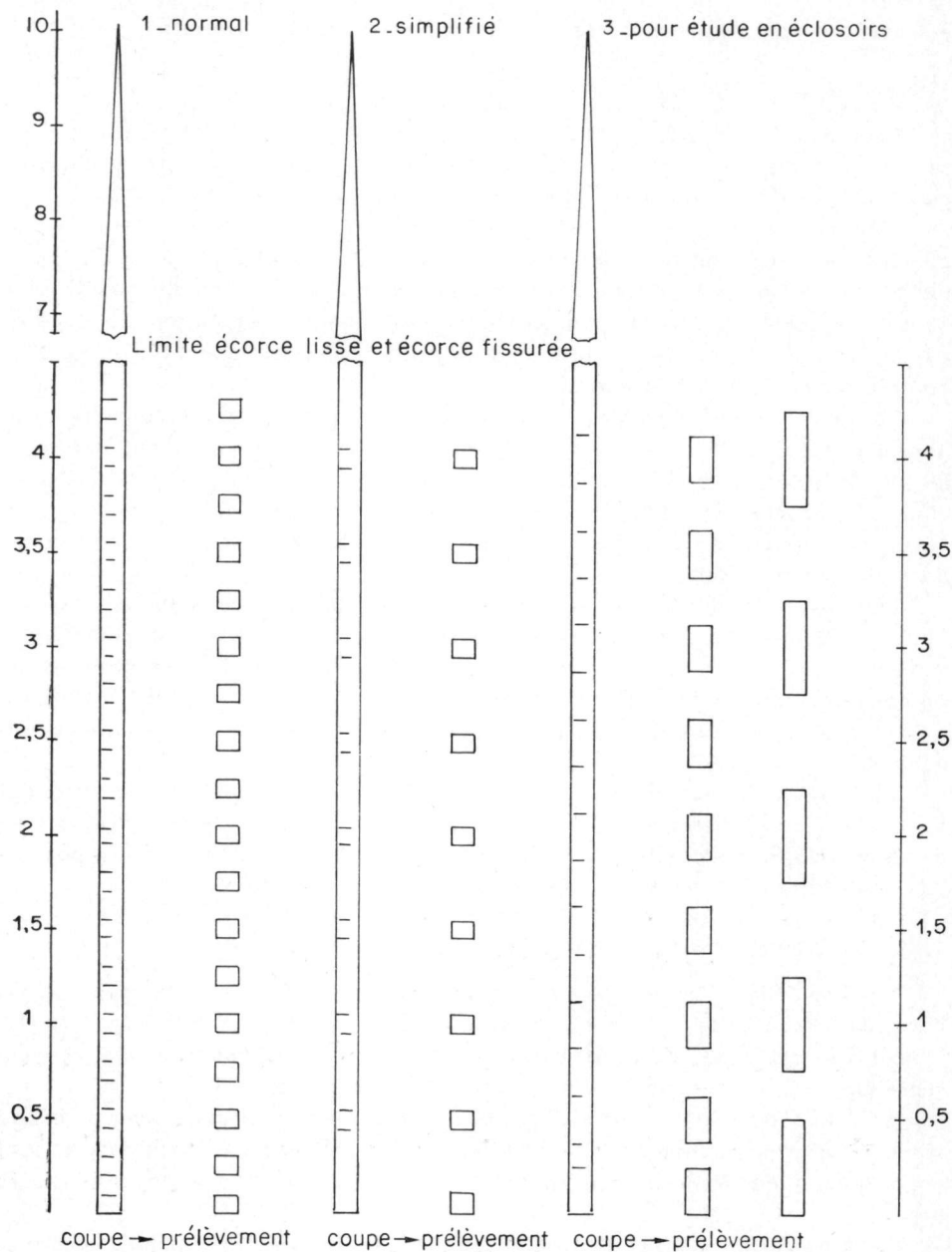


FIG. 12. — Méthodes de prélèvements des échantillons sur fût.

Cas des arbres de hauteur supérieure à 4 m.

3.13. — *Etude des arbres de moins de 3 à 4 m.*

La méthode de prélèvement au 2/5 ou au 1/5 est inutilisable sur des jeunes arbres à cause de leur type de fissuration : au niveau du départ des verticilles l'écorce est plus épaisse que sur les interverticilles ; ces différences de fissuration entraînent une hétérogénéité de la répartition des populations de *M. feytaudi* qui sont présentes en plus grand nombre aux points de départ des verticilles.

L'hétérogénéité de croissance des Pins maritimes dans la région Maures-Estérel a conduit à adopter deux méthodes de prélèvement :

— la première concerne les arbres ayant eu une croissance annuelle de 20 à 40 cm. Dans ce cas, il est nécessaire d'analyser la totalité de l'arbre (fig. 13.1).

— la seconde, les arbres ayant eu une croissance annuelle supérieure à 40 cm ; dans ce cas il est possible d'effectuer un prélèvement partiel (fig. 13.11).

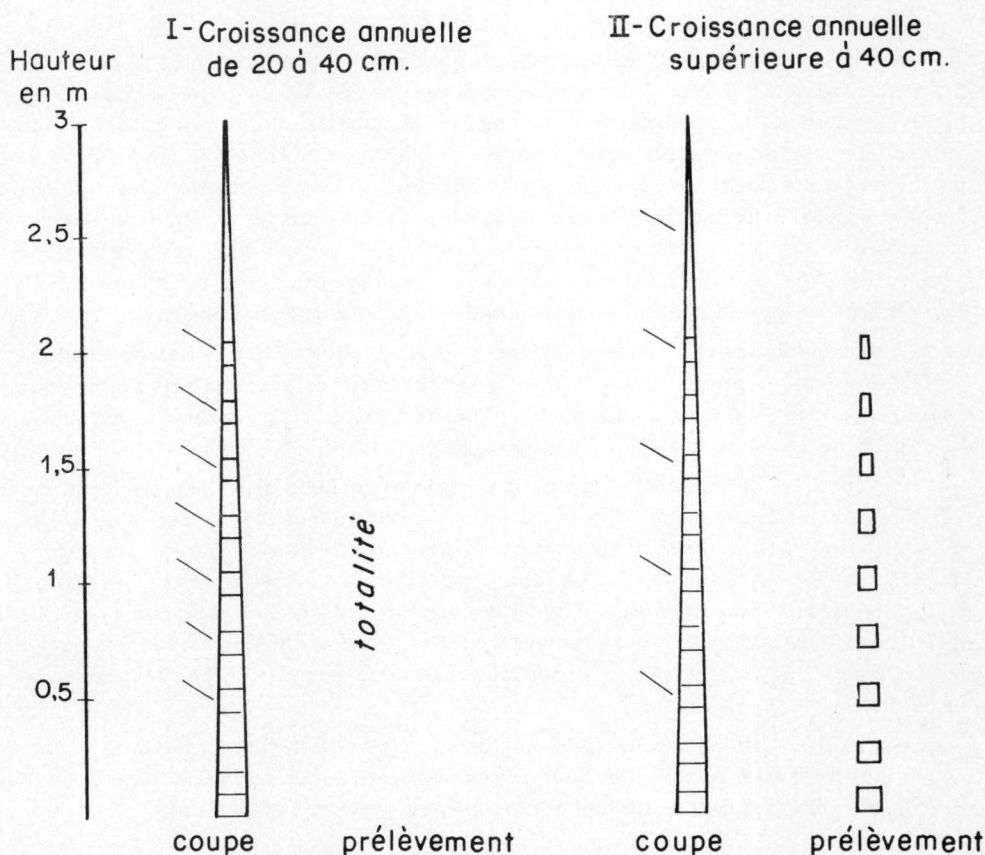


FIG. 13. — Méthodes de prélèvements des échantillons sur fût.

Cas des jeunes pins de hauteur inférieure à 4 m.

De toute façon comme d'une année sur l'autre l'accroissement annuel est rarement identique, le prélèvement doit pratiquement être effectué « sur mesure » pour chaque arbre, en tenant compte du seul fait qu'il faut prélever :

- 10 cm au niveau du départ des verticilles (5 cm dessus et 5 cm dessous).
- 10 cm sur la partie restante de l'intervallicille.

En cas de polycyclisme il est parfois indispensable de prélever 20 cm au niveau du départ du couple de verticilles.

Chaque prélèvement est accompagné d'une fiche indiquant le plan exact de l'arbre et la position de chaque rondin prélevé.

Etant donné la petite circonférence des rondins prélevés sur ces jeunes arbres le principe de l'échantillonnage séquentiel est utilisé moins fréquemment que lors de l'analyse de rondins de calibre plus important.

3.14. — *Éclosiers mâles.*

Cette méthode d'échantillonnage des populations est simple, rapide et fiable. Le principe consiste à récolter dans la nature des portions de fût, en général 25 ou 50 cm (fig. 12.3) avant l'éclosion des prénymphes ou des mâles ; les rondins sont placés individuellement dans des boîtes cylindriques en carton (fig. 14) dont la partie centrale du couvercle est remplacée par une surface adhésive. Dès leur éclosion, les mâles se dirigent vers la lumière et sont immédiatement collés. Une fois les éclosions terminées, la surface adhésive est enlevée, numérotée et collée sur un film de polyéthylène transparent (fig. 15) ou une fiche de bristol. Le comptage des mâles est simple et peut être différé car les échantillons se conservent très bien plusieurs années.

Cette méthode offre l'avantage de pouvoir aussi échantillonner les populations présentes sur le houppier : les verticilles sont débités en fragments de 50 cm, et pour diminuer le volume des échantillons, les aiguilles coupées aux ciseaux à 1 cm de la base, pour ne pas éliminer les L2 fixées dans les gaines des pseudophylles.

A la condition d'accélérer le développement des cochenilles en plaçant les batteries d'éclosiers à 25°, il est possible de traiter par cette méthode deux séries de prélèvements avant l'éclosion des prénymphes et deux nouvelles séries une fois les cocons tissés et avant les éclosions des mâles. Dans les prélèvements effectués avant l'éclosion des prénymphes, les L2 de la lignée femelle meurent tandis que dans les prélèvements effectués juste avant la sortie des prénymphes, elles éclosent normalement ; une partie de ces femelles se collent sur le ruban adhésif ; elles ne gênent pas le comptage des mâles.

Le taux de mortalité des nymphes en cocon, déterminé sur quelques échantillons pris au hasard, sert à corriger les captures dénombrées sur la surface adhésive, pour obtenir le chiffre réel correspondant à la population mâle de l'échantillon.

Pour les prélèvements effectués avant l'éclosion des prénymphes, il est très difficile de connaître le taux de mortalité des L2 de la lignée mâle ; pour cette raison, il faut prélever les échantillons dans la nature, au moment des premières éclosions de prénymphes et non avant.

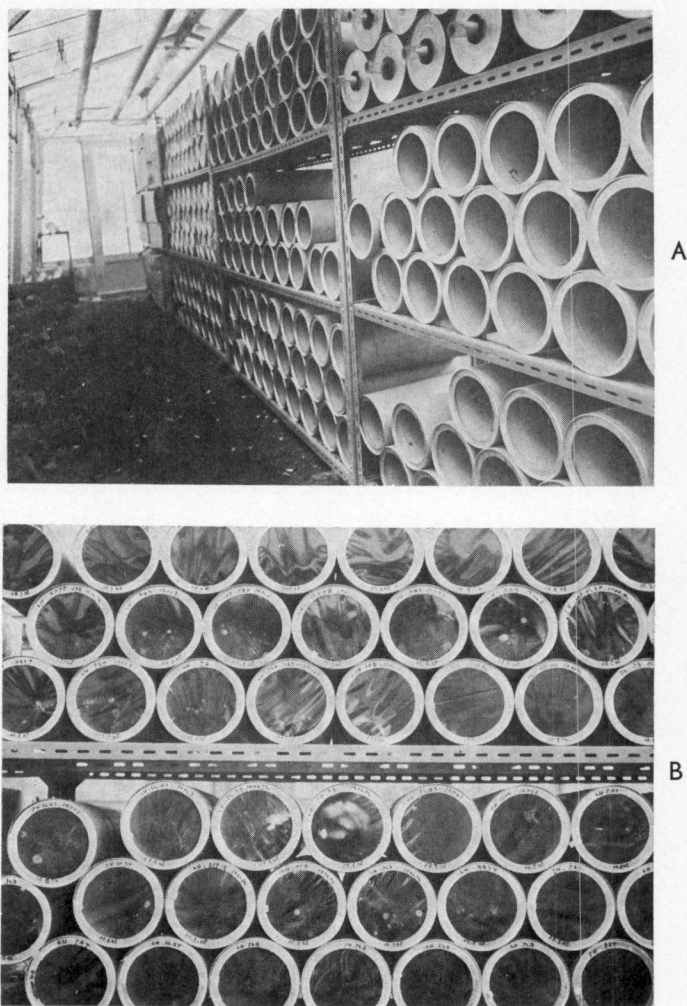


FIG. 14. — Batterie d'éclosoirs pour les mâles de *Matsucoccus feytaudi*. Chaque éclosoir contient un ou plusieurs rondins de 50 cm. A : vue générale, B : couvercle défoncé sur lequel est placé une surface adhésive.

3.15. — Conclusion.

Les deux méthodes d'échantillonnage direct qui viennent d'être décrites ont été très utilisées pour l'étude de la dynamique des populations de *M. feytaudi* :

— la méthode de dépouillement des échantillons sous la loupe binoculaire permet une estimation précise de la densité des insectes et des taux de mortalité, mais l'analyse est longue et fastidieuse ;

— la méthode des éclosoirs est simple et rapide : l'estimation des populations d'une portion de fût ou d'un arbre entier est facile. Elle se révèle très intéressante pour la quantification des populations présentes sur le houppier, mais elle ne permet pas une analyse précise des taux de mortalité.

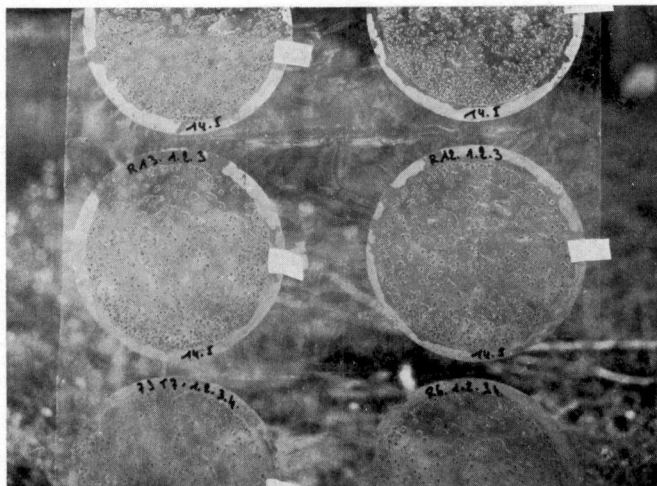


FIG. 15. — Surfaces adhésives retirées des éclosoirs et collées sur un film transparent.

La complémentarité des deux méthodes rend leur utilisation simultanée intéressante en modifiant légèrement le plan de prélèvement de la figure 12.3 : tous les mètres, un prélèvement de 10 cm est analysé sous la loupe binoculaire, les rondins restants (90 cm) sont ramenés à une longueur de 50 cm en supprimant 20 cm à chacune de leurs extrémités et placés en éclosoir.

3.2. — Méthodes indirectes

Les méthodes décrites précédemment déterminaient la population exacte présente sur un échantillon, plus ou moins important ; les méthodes dites indirectes capturent une partie de la population, sans qu'il soit toujours possible d'en déterminer exactement la proportion. Ces méthodes sont basées soit sur le comportement des femelles qui cherchent des abris pour déposer leur ponte, soit sur le comportement ascendant des mâles et des L1 mobiles à leur éclosion.

3.21. — Méthode des bandes pièges en carton ondulé.

Des bandes de carton ondulé de 32 cm de long sur 4 cm de large, à canelures de petites dimensions permettent la capture des femelles et des prénymphe. Pour ces dernières, des canelures de 2 à 3 mm ou même plus grandes conviennent. Pour capturer les femelles, il est nécessaire d'écraser la bande et d'aplatir au maximum les canelures, pour diminuer leur taille.

Les bandes pièges sont enroulées autour des fûts et fixées avec une agrafeuse de tapissier. Pour les arbres d'une circonférence supérieure à 32 cm, il est possible de placer une seconde bande piège à la suite de la première, pour cercler complètement le fût. Dès la fin des émergences des femelles, la bande piège est retirée de l'arbre ; les femelles sont dénombrées facilement par transparence si la bande piège est placée sur une table lumineuse (fig. 17).



FIG. 16. — *Bande piège en carton ondulé.*

1. Capture des pronymphes mobiles et des femelles.
2. Méthode d'infestation forcée avec des bandes contenant des pontes.



FIG. 17. — *Comptage, par transparence, des pontes déposées dans une bande piège à femelles.*

La bande piège constitue un abri artificiel dans lequel les femelles fécondées et les pronymphes se réfugient. La méthode est *a priori* intéressante pour la récolte d'insectes vivants ; de nombreuses expériences ont étudié la représentativité des

captures par rapport à la population réelle présente sur l'arbre et l'influence de la qualité du matériau utilisé sur le taux des captures. La simplification qu'aurait pu apporter cette technique pour l'échantillonnage des populations justifiait une telle étude, d'autant que Carle (1968) indiquait : « on peut donc penser que le procédé de capture des femelles utilisé ici ouvre une voie possible pour la mise au point d'une méthode d'appréciation des populations ».

L'étude méthodologique cherchant à déterminer l'intérêt des bandes pièges pour l'appréciation des populations a porté sur plusieurs points :

- la « qualité » du matériau,
- la concurrence entre le piège et l'écorce,
- la position de la bande sur l'arbre par rapport à la population de cochenilles.

● *La qualité de la bande piège*, en particulier le diamètre des canelures et l'opacité des couches de papier jouent un rôle important sur le taux des captures. Pour tester ces variables, plusieurs séries de cent pièges ont été placées sur des arbres dans la nature et dans des conditions standard (même hauteur sur des arbres de même âge, d'un même peuplement) à raison de deux bandes par arbre, disposées à 10 cm l'une de l'autre, à une hauteur de 1,7 à 1,80 m (fig. 16.1).

Lorsque deux bandes identiques sont placées ainsi, la bande la plus haute capture plus de femelles que celle située en dessous : la proportion des captures dans la bande haute (H) et dans la bande basse (B) est rarement la même d'un lot à l'autre : si le « pouvoir capturant » des bandes est important, la bande H peut héberger 70 p. 100 des captures totales des deux bandes, si le « pouvoir capturant » du lot est faible, la bande H n'héberge que 55 p. 100 du total des captures des deux bandes. Ces résultats indiquent que les femelles venant de la portion de fût située au-dessus des bandes s'arrêtent dans la première bande si elle est très capturante, dans le cas contraire, elles continuent leur trajet vers le bas de l'arbre et une proportion presque identique s'arrête dans chacune des deux bandes. Cette constatation permet de déterminer la valeur capturante d'une bande par un coefficient simple :

$$\text{Pouvoir capturant} = \frac{\text{capture dans la bande haute H}}{\text{capture dans la bande basse B}}$$

Sans rentrer dans le détail des nombreuses combinaisons testées, quelques résultats montrent l'importance de la qualité du « matériau bande-piège » sur son pouvoir capturant :

- entre deux fabrications variant par une différence d'opacité. Ce pouvoir capturant peut passer de un à trois ;
- dans une même fabrication des bandes très écrasées ont un pouvoir capturant de trois, des bandes mal écrasées un pouvoir capturant de un ;
- pour une bande donnée une augmentation de son opacité (adhésif opaque collé sur la face extérieure) double ou triple son efficacité.

Les mêmes expériences avec les prénymphe mobiles donnent des résultats moins variables, mais l'importance de la qualité du matériau est nette.

● *La concurrence entre le piège et l'écorce* varie essentiellement en fonction de l'épaisseur de l'écorce sur laquelle est placée la bande piège : à population de *M. fey-*

taudi égale, si l'écorce est fine, la bande capture beaucoup plus de femelles que si l'écorce est épaisse. Plusieurs centaines de bandes pièges placées dans un même peuplement équienne montrent que le nombre de captures par centimètre de bande piège peut varier de deux cent cinquante femelles (pour des arbres ayant des circonférences de 12-13 cm à 1,70 m de haut) à trente femelles au centimètre de bande (pour des arbres de 28 à 30 cm de circonférence à 1,70 m) ; entre ces deux extrêmes la variation continue du nombre de captures montre qu'il ne s'agit pas d'un artefact expérimental. Cette observation intègre non seulement l'influence de l'épaisseur de l'écorce sur le taux des captures, mais aussi les variations de répartition des populations en fonction de la hauteur de l'arbre.

La concurrence entre la bande et l'épaisseur de l'écorce peut aussi être testée en plaçant une bande piège tous les 25 cm depuis le bas de l'arbre jusqu'en haut. L'expérience a été effectuée sur dix arbres de 6 à 8 m de haut : à la fin des émergences des femelles, les bandes pièges sont retirées et les femelles dénombrées dans chaque bande ; l'arbre est coupé et les rondins situés entre les bandes pièges décortiqués pour déterminer le nombre de femelles. Dans ce cas, le pouvoir capturant de la bande est déterminé par le rapport :

$$\frac{\text{Nombre de femelles dans la bande piège}}{\text{Nombre de femelles sur 10 cm de tronc}}$$

Les 10 cm de tronc pris en compte sont ceux situés en dessous de la bande piège considérée.

Tous les arbres étudiés de cette façon fournissent le même résultat :

— si l'écorce a plus de 1 cm d'épaisseur, une très faible proportion de femelles est capturée (moins de 10 p. 100),

— si l'écorce est fine, il y a cent à cinq cents fois plus de femelles dans la bande piège que dans les 10 cm de fût situés en dessous.

La position de la bande sur l'arbre par rapport à la population de cochenilles joue un rôle important dans le taux de captures. La figure 18 indique divers types de répartition des L2 sur des arbres de 5 et 7 m et la position d'une bande piège située à 1,70 m environ. Les femelles se dirigent vers la partie située en dessous du lieu de leur émergence ; seule la partie des L2 située en dessous de la bande donnera des femelles qui pourront être piégées : pour les arbres de 5 m, une faible proportion de femelle passera sur la bande, pour les arbres de 7 m leur nombre sera beaucoup plus important.

Il en est de même pour les pronymphes mobiles qui se dirigent elles aussi vers le bas de l'arbre.

Dans le cas des arbres autorégulés (J. Riom, 1977), la plus grande partie des femelles qui émergent dans le houppier passent sur la bande et sont très bien capturées car elles ont déjà effectué un trajet de plusieurs mètres sans rencontrer d'abris favorables : dans ce cas, la méthode surestime fortement la population réelle de l'arbre.

3.22. — Méthode des bandes pièges adhésives.

Cette méthode s'inspire du principe de l'utilisation d'un anneau de glue comme méthode de lutte utilisée parfois contre certains insectes, mais la glue habituelle est remplacée par le ceinturage du fût avec un ruban adhésif de 50 mm de large, vendu

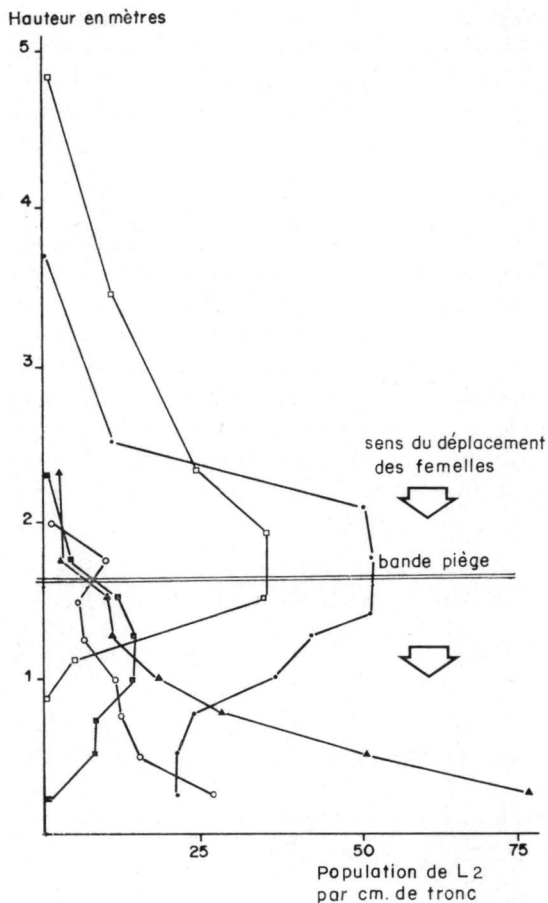


FIG. 18. — Types de répartition des L2 sur des arbres de 5 m (■, ●, ▲) et 7 m (□, ○) et position d'une bande piège.

couramment dans le commerce en rouleaux de 60 m de longueur. La surface non adhésive est située du côté du fût ; en superposant de quelques centimètres les deux extrémités d'une longueur de ruban adhésif légèrement supérieure à la circonférence du fût, la ceinture tient seule autour du tronc.

Le ruban adhésif utilisé doit avoir deux qualités indispensables :

- la surface adhésive ne doit pas être soluble à l'eau ;
- elle doit rester collante au moins une semaine.

La pose des bandages est rapide, et leur stockage aisé si, lorsqu'on vient de les retirer du tronc, on les recolte immédiatement sur un film de polyéthylène transparent.

Ce type de piège capture très bien les mâles et les larves mobiles ; il est difficilement utilisable pour la capture des femelles car une grande partie des individus qui arrivent en bordure de la bande adhésive font demi-tour à son contact et cherchent un passage entre le fût et la bande. Les pronymphes manifestent comme les femelles

au contact du bord de la bande une hésitation dans leur déplacement mais, cependant, se capturent relativement bien. La méthode a surtout été utilisée pour la capture des mâles et des L1 mobiles.

3.221. — Capture des mâles.

Les bandes pièges adhésives capturent bien les mâles car leur comportement de marche ne leur permet pas de faire demi-tour au contact de la bande (J. Riom et J. P. Fabre, 1977). Les mâles ayant un comportement ascendant, la bande capture donc une partie de la population qui émerge entre la bande et le collet de l'arbre. Le stade nymphes en cours est, comparé aux autres stades, celui qui est situé le plus bas sur l'arbre. Sur des arbres de 4 à 5 m, la plus grande partie des cocons est en dessous de la bande (1,6 à 1,7 m) ; pour des arbres de 7 à 8 m, c'est l'inverse, mais une proportion non négligeable est cependant en dessous (fig. 18).

La principale difficulté d'utilisation de cette méthode vient de ce que par temps calme les mâles volent, et au moins pour les arbres à faible densité de *M. feytaudi* la population est surestimée ; par jour de vent les mâles volent peu et sont très bien capturés.

Des bandes adhésives placées sur des piquets confirment ce fait, car par temps calme elles capturent d'assez nombreux mâles et les jours ventés très peu.

Hormis ce problème, la méthode est utilisable et relativement fiable : elle donne une bonne image de la population de *M. feytaudi* présente sur les 1,7 m de tronc situés au dessus du collet, car contrairement aux bandes pièges en carton ondulé, la qualité du piège et la concurrence entre le piège et l'écorce ne jouent pas de rôle dans le taux des captures.

3.222. — Capture des L1 mobiles.

Les L1 à leur éclosion ont un comportement de déplacement ascendant (J. Riom et J. P. Fabre, 1977) la bande capture donc les larves écloses en dessous de celle-ci ; comme la distance entre le point d'éclosion et le lieu de la fixation est connue (J. Riom et J. P. Fabre, 1977) il est possible de déterminer la « zone d'efficacité » du ruban adhésif. Les figures 19 et 20 indiquent la zone d'efficacité pour des arbres de 3 à 5 m et 5 à 7 m de haut, pour des populations moyennes ou faibles : la population capturée provient pour plus de 50 p. 100 des 25 cm de fût situés en dessous de la bande. Pour les arbres de 3 à 5 m la partie la plus importante des pontes étant située généralement à 50 cm du sol la méthode de piégeage s'avère difficilement utilisable. Pour les arbres de 5 à 7 m les 25 cm situés en dessous de la bande piège sont, la plupart du temps, représentatifs de la population de l'arbre.

En population forte les L1 mobiles ayant tendance à effectuer des déplacements plus importants, la « zone d'efficacité » du piège augmente : 60 p. 100 des L1 capturées proviennent des 50 cm situés en dessous de la bande.

Afin d'éviter que le piégeage en un point de l'arbre ne modifie la répartition des populations la durée de piégeage a été la plupart du temps limitée à une ou deux périodes de piégeage de 24 à 48 h ; le choix de la date de pose des bandes étant déterminé par le suivi des captures sur quelques arbres témoins en général hors dispositif.

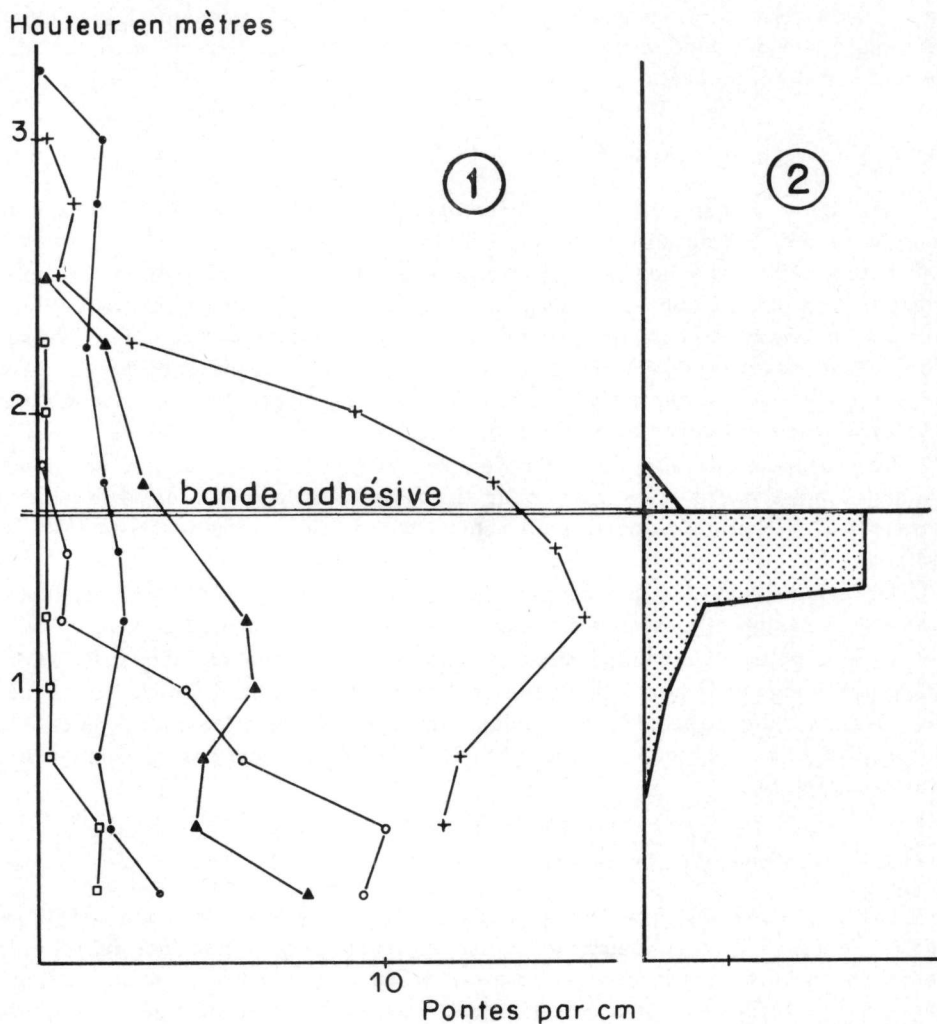


FIG. 19. — Hétérogénéité de la répartition des pontes de *M. feytaudi* sur des arbres de 3 à 5 m (1) et zone d'efficacité d'une bande piège adhésive pour les L1 placée à 1,60 m du sol (2).

La méthode consistant à piéger selon deux périodes de 24 ou 48 h à l'avantage de permettre d'éliminer certains résultats irréguliers pouvant provenir d'une bande mal posée, c'est-à-dire insuffisamment plaquée contre le fût.

Le nombre de L1 capturées, même sur une courte période, est parfois très important : plus de vingt mille L1 peuvent être capturées en 48 h et souvent pour des piègeages d'une semaine, il peut y avoir 50 à cent mille L1 sur une bande. Le comptage exact du nombre de L1, est inutile étant donné la représentativité relative de la méthode, les méthodes de comptage ou d'estimation ont été les suivantes :

— si la population est très faible (moins d'un millier environ) : comptage sous la loupe binoculaire de tous les individus,

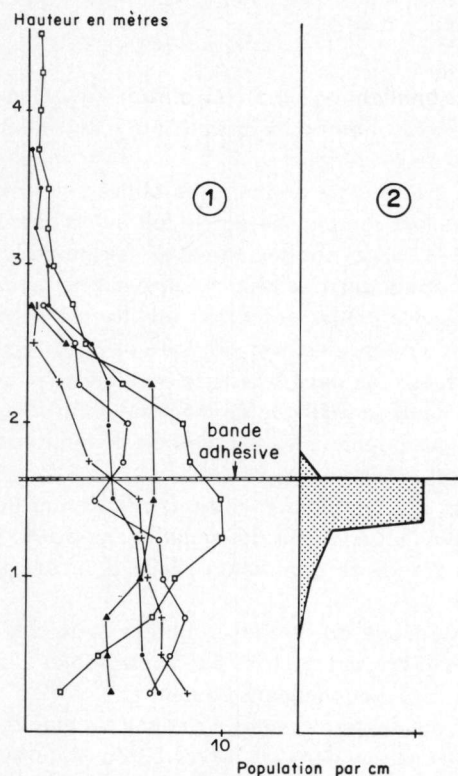


FIG. 20. — Hétérogénéité de la répartition des pontes de *M. feytaudi* sur des arbres de 5 à 7 m (1) et zone d'efficacité d'une bande piège adhésive pour les L1 placée à 1,60 m du sol (2).

— si la population est moyenne : comptage de la totalité des individus sur un centimètre tous les 4 ou 5 centimètres en posant sur la bande une plaque de verre quadrillé.

— si la population est importante : mesure tous les centimètres de la hauteur occupée sur la bande adhésive par les L1. Connaissant la hauteur moyenne occupée par les L1 et la longueur de la bande il est aisé de calculer la surface occupée par la population capturée. La fréquence du nombre de larves au millimètre carré de surface adhésive est relativement homogène dans 84 p. 100 des cas elle est de vingt $\pm$ trois larves.

L'approximation consistant à prendre comme valeur moyenne vingt larves au millimètre carré peut paraître importante, elle reste, cependant, compatible avec la précision très relative de la méthode.

Des relevés comparant le nombre de L1 capturées et le nombre de L1 réellement écloses dans les 20 cm situés en dessous de la bande (en comptant le nombre de pontes) montrent des résultats irréguliers dus surtout au fait que les L1 passent aisément en dessous de la bande ; un écorçage à la plane, à l'endroit où est posé la bande, améliore la fiabilité, mais ne la rend pas suffisante pour comparer la population de deux arbres : la méthode est satisfaisante pour la comparaison de lots constitués par quelques dizaines d'arbres.

3.3. — Conclusion

Les méthodes d'échantillonnage indirect offrent l'avantage de ne pas détruire l'échantillon mais posent de nombreux problèmes d'utilisation dans les études du niveau des populations de *M. feytaudi*.

Les difficultés liées à la qualité du matériau utilisé peuvent être facilement résolues, mais leur utilisation est compliquée par le fait que d'une année sur l'autre, par suite de la croissance de l'arbre, non seulement l'intensité de la concurrence entre le piège et l'écorce varie, mais aussi la répartition des populations de *M. feytaudi*.

La méthode des bandes pièges en carton inutilisable pour une estimation correcte de la population d'un arbre est très pratique pour la récolte des pontes en vue d'expérimentation ; le piégeage des L1 reste la meilleure méthode pour la détection précoce de *M. feytaudi*. Seule la méthode de piégeage des mâles est utilisable en pratique pour l'estimation des populations, à condition de tenir compte des erreurs provenant des variations du régime des vents.

Seules les méthodes d'échantillonnage direct nécessitant l'abattage des arbres à étudier sont satisfaisantes pour l'étude des populations de *M. feytaudi*. Les éclosiers donnent une bonne image de la population réelle d'un arbre, en particulier celle vivant sur le houppier.

Les méthodes de piégeage doivent être utilisées avec une grande prudence car les nombreuses sources d'erreurs ne sont pas contrôlables : elles sont difficilement utilisables même dans des peuplements équiennes.

D'autres méthodes ont été testées mais n'ont pas été employées dans cette étude ; l'extraction des lipides contenus dans les larves L2 de *M. feytaudi* en fin de développement a donné des résultats intéressants, mais la fiabilité n'a pas été suffisamment étudiée pour envisager son utilisation.

4. — Mortalité aux divers stades

La mise au point d'une table de vie nécessite la connaissance des mortalités aux divers stades. Pour certains stades de développement l'estimation est facile (par exemple L2 fixées) pour d'autres très difficile, car l'analyse doit être faite à partir des éléments fournis par le dépouillement d'un nombre relativement important d'arbres entiers.

Ce type d'étude pose le problème de la précision des taux de survie aux divers stades, qui n'est jamais absolue ; si les erreurs se cumulent, l'estimation du taux de multiplication est erronée ; il est pratiquement impossible de le vérifier avec certitude.

La mise au point d'une table de survie de *M. feytaudi* présente dans le cas des Maures, un intérêt particulier : son introduction accidentelle dans la région Maures-Estérel a été suivie de pullulations ; dans les autres peuplements de Pin maritime dans lesquels l'espèce est endémique elle ne pullule pas et ne provoque que de faibles dégâts occasionnels.

Une bonne connaissance du taux de survie des populations de *M. feytaudi* dans le Sud-Est, pour tous les stades, et dans des conditions de pullulation, doit servir de base à une étude comparée plus générale, dans d'autres régions de France (Forêt

Landaise, Gard), d'Europe (Espagne) ou même d'Afrique du Nord (Maroc), afin de dégager les variables du taux de multiplication.

Dans le cas particulier de cette étude une difficulté supplémentaire provient de ce que les populations de la cochenille sont réparties de façon très hétérogène dans les peuplements de Pin maritime : un arbre mort peut voisiner avec un arbre presque indemne et entre ces deux extrêmes tous les intermédiaires peuvent se rencontrer.

De plus d'une année à l'autre la colonisation par la cochenille s'étend et un prélèvement effectué l'année N est qualitativement différent de celui fait l'année $N + 1$ ou $N + 2$.

Cette étude montrera que le taux de multiplication de l'espèce est variable, en fonction, surtout, de l'ancienneté de l'attaque : un peuplement forestier se présente donc comme une juxtaposition d'arbres correspondant chacun au territoire d'une population ayant des taux de mortalité différents et par la même une démographie particulière.

4.1. — Mortalité à l'éclosion et avant fixation

Au moins dans les conditions climatiques des Maures, la plus grande partie des larves écloses se dégage de l'amas de soie contenant les œufs ; la mortalité, au moment de l'éclosion, est la plupart du temps inférieure à 5 p. 100.

Une fois les larves dégagées, elles se déplacent au-dessus du lieu de leur éclosion et cherchent une anfractuosité du rythidome pour se fixer. Au cours de ce déplacement dont les diverses séquences comportementales ont été décrites par Riom et Fabre (1977), la mortalité des larves est très importante.

Deux approches sont utilisables pour estimer, le plus exactement possible, cette mortalité avant fixation :

- soit effectuer sur des arbres sains des infestations artificielles avec un nombre de pontes connu ; le comptage du nombre de L1 fixées peut être fait au laboratoire 15 jours après la fin des éclosions ;

- soit prélever, dans la nature, à la même période que précédemment, une série de troncs sur lesquels on dénombre la totalité des pontes et des L1 fixées.

Les deux méthodes, pour des raisons différentes, sont imparfaites :

- avec la première, on n'est jamais sûr que la technique des infestations artificielles donne les mêmes résultats que les infestations naturelles ;

- avec la seconde, les larves se fixent à quelques centimètres de leur lieu d'éclosion ; il est donc difficile de savoir combien de larves fixées sur l'échantillon étudié ont éclos sur l'échantillon situé au dessous et combien de larves écloses sur l'échantillon étudié ont quitté ce dernier pour se fixer au dessus. Les deux méthodes ont cependant été utilisées conjointement.

4.11. — Etude par infestations artificielles.

Sur les arbres infestés avec cent pontes, correspondant à trente et un mille six cents L1 écloses, on ne retrouve au stade L2 que mille huit cents à trois mille trois cents individus. Considérant que dans ce cas la mortalité moyenne à la fixation a été de 20 p. 100 (cf. 42), la quantité de larves fixées ne représente que 7 à 13 p. 100

de la population initiale. Dans le cas d'infestations avec mille pontes (soit trois cent seize mille L1), on retrouve sur l'arbre un pourcentage encore inférieur, mais comme une infestation de mille pontes sur quelques centimètres correspond à une concentration impossible dans les conditions naturelles, il est prudent de ne tenir compte que des résultats obtenus avec les infestations à cent pontes.

4.12. — *Etude par analyse d'arbres entiers.*

Quinze jours à un mois après l'éclosion et la fixation des L1 les restes des pontes sont très visibles et ne peuvent être confondus avec les pontes écloses l'année précédente car sur les pontes de l'année les chorions restent différenciables. L'étude de la relation nombre de pontes — nombre de L1 fixées à partir de l'analyse de rondins de 5 à 10 cm donne des résultats très confus qui proviennent de l'hétérogénéité de la répartition verticale des pontes et du déplacement ascendant des larves durant leur phase migratoire.

L'estimation de la perte des larves à la fixation, en général importante chez les cochenilles, a donc été faite à partir de l'analyse d'arbres entiers en prélevant 25 à 50 p. 100 de la totalité de la surface fissurée. L'examen du nombre total de pontes dénombrées sur un arbre, multiplié par le nombre d'œufs moyen et comparé au nombre de L1 présentes sur ce même arbre montre une perte de population très importante durant la phase ambulatoire des L1. Sur les vingt-cinq arbres analysés, deux seulement ont une perte à la fixation inférieure à 90 p. 100, et quatre une perte à la fixation inférieure à 95 p. 100, sur les 2/5 des arbres la perte à la fixation est supérieure à 97,5 p. 100.

La figure 21 montre que la perte à la fixation n'est pas comme on pouvait le supposer directement liée à la densité de la population ; elle n'est pas due à une surpopulation puisque sur des arbres n'hébergeant qu'une cinquantaine de pontes la perte à la fixation est située entre 95 et 98 p. 100 ; les deux arbres sur lesquels la perte est inférieure à 90 p. 100 montrent une variation de densité de pontes de un à quarante-cinq, pour un taux de perte à la fixation presque identique.

4.13. — *Cas particulier des populations fixées dans le houppier.*

Les L1 peuvent se fixer en de nombreux points des houppiers (cf. § 3.1.3).

- Les larves fixées sur les pseudophylles meurent totalement sauf celles fixées à l'intérieur des gaines qui survivent selon un taux qui n'a pu être déterminé.
- Les larves fixées aux points de limite des croissances annuelles survivent très bien : quelques observations montrent un taux de mortalité à la fixation relativement faible.

4.14. — *Conclusion.*

La perte à la fixation des L1 de *M. feytaudi* provoque en général la disparition de plus des 9/10 de la population totale de l'arbre : c'est la perte la plus importante durant tout le cycle de l'espèce.

Les explications de cette perte importante sont difficiles à connaître et à analyser à cause de la très petite taille des larves, les rendant invisibles à l'œil nu, mais aussi à

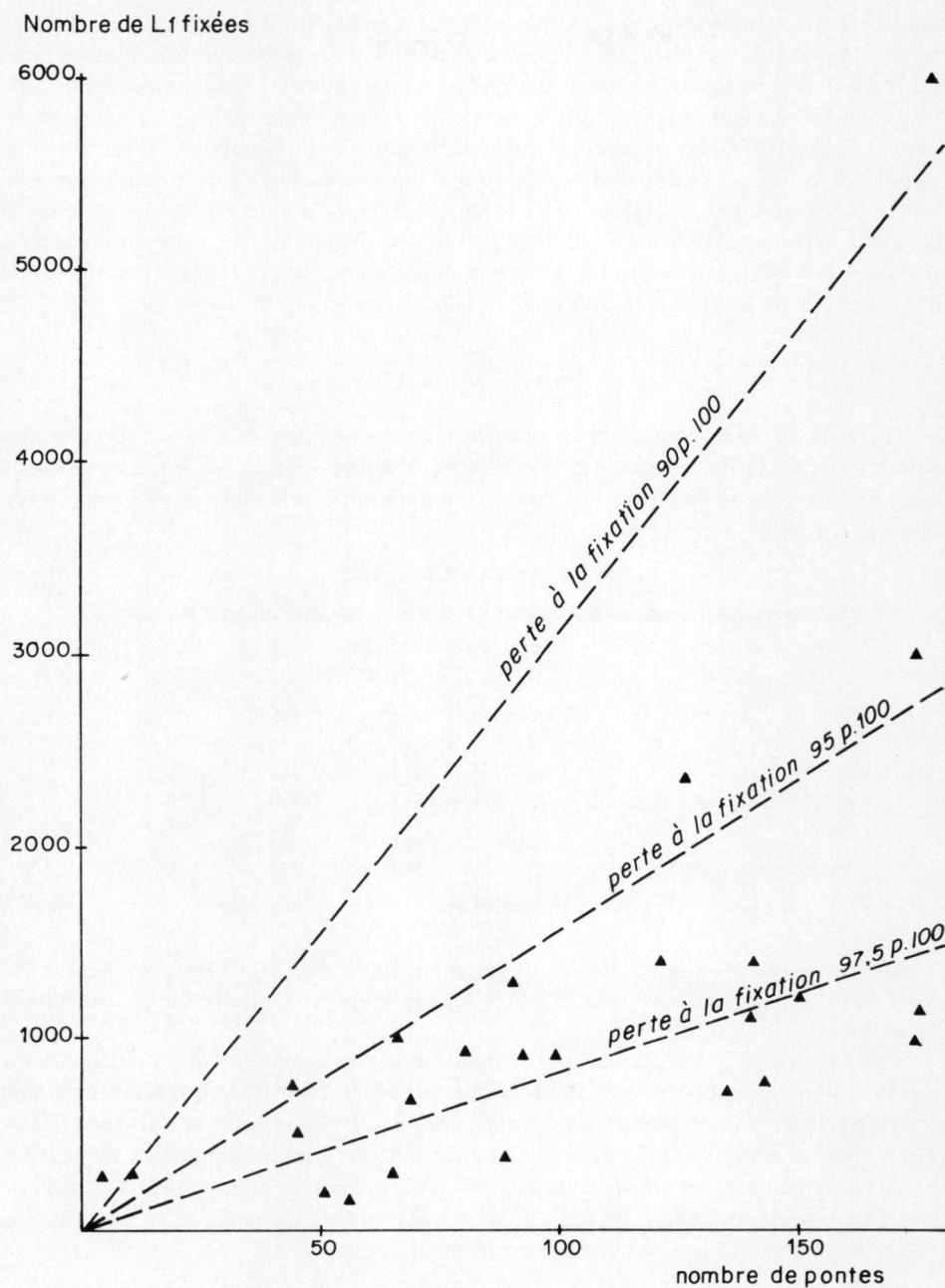


FIG. 21. — Relations entre le nombre de pontes et le nombre de L1 fixées sur vingt-cinq arbres (Le Révérencier, 1971).

cause de leur mobilité ; les facteurs du milieu, tel que le vent, doivent jouer à ce stade un rôle important, d'autant que la dispersion anémophile des cochenilles est bien connue. Des essais de piégeage à l'aide de bandes adhésives placées sur des supports inertes donnent de nombreuses captures et dans les peuplements très infestés une énorme quantité de larves circulent sur tous les objets (litière, véhicules, personnes...).

Un autre élément important de la perte à la fixation est à tirer de la conclusion de Riom et Fabre (1977) sur le comportement de fixation des L1 mobiles : il semble que l'appui dorsal soit la seule condition thigmotactique nécessaire à la fixation sur une surface pénétrable par les stylets. Toute larve, pour laquelle cette condition est remplie cherche à dérouler ses stylets. Pour cette raison une grande partie de la population se perd en se fixant où elle se trouve. La faible durée de vie des L1, souvent inférieure à 48 h, rajoute un élément défavorable à leur survie.

4.2. — Mortalité des L1 à la fixation

Chez *M. feytaudi*, comme chez beaucoup de cochenilles, la fixation est une des périodes clef de la dynamique des populations. L'étude analyse les facteurs pouvant jouer un rôle dans la mortalité des larves à la fixation, afin de mettre en évidence les facteurs les plus importants.

TABLEAU 3

Relations entre l'orientation des secteurs du tronc et la mortalité des L1 à la fixation

Lot n°	Orientation :			
	Nord	Sud	Est	Ouest
1	34,3	36,7	23,1	36,1
2	32,8	35,7	45,4	40,3
3	47,4	43,3	51,2	48,2
4	34,8	42,9	40,3	42,3
Moyenne	37,3	39,6	40,0	41,7

Les observations sur les larves de premier stade sont difficiles ; les dépouillements de fûts infestés doivent être effectués sous la loupe binoculaire au grossissement vingt-cinq ou cinquante.

Trois semaines à 1 mois après leur fixation, les larves sécrètent à l'extrémité de leur abdomen un produit cireux blanc ; les larves mortes qui n'ont pas sécrété de cire sont considérées comme *mortes à la fixation*, celles qui ont sécrété la cire sont considérées comme *mortes après la fixation*. Cette distinction, dont de nombreux auteurs ne tiennent pas compte, est importante car les mécanismes qui commandent ces deux types de mortalité sont différents et ne doivent pas être confondus. Dans ce paragraphe il n'est tenu compte que des larves *mortes à la fixation*.

4.21. — Variations dans un même peuplement.

Cent vingt-huit échantillons de fûts prélevés dans un même peuplement (Le Réverencier) et choisis sur des arbres ayant des niveaux de populations différents

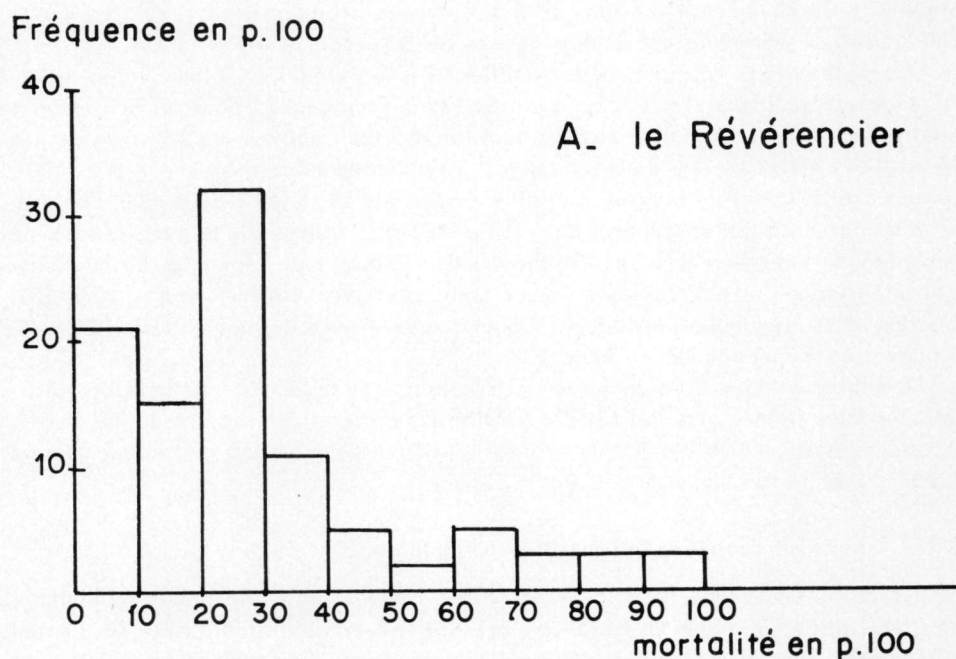
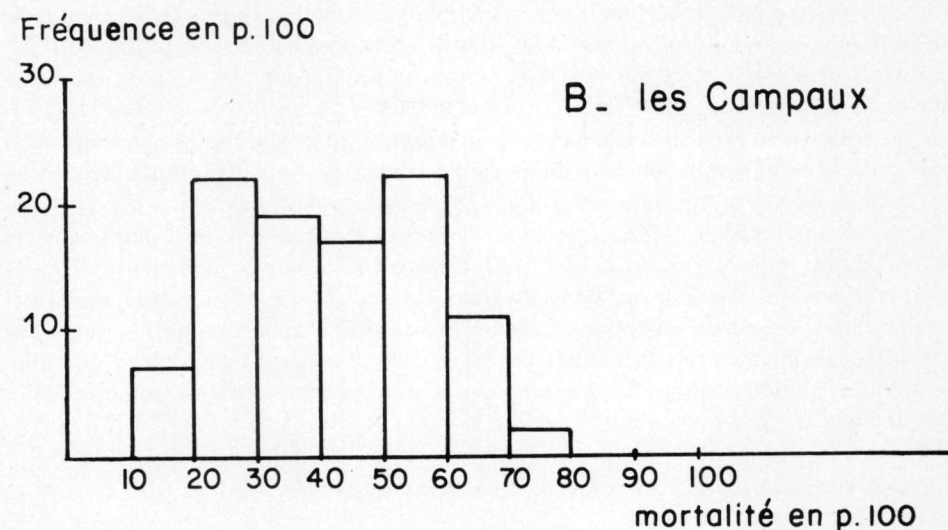


FIG. 22. — Fréquence des mortalités des L1 de *M. feytaudi* à la fixation dans deux stations.

ont été analysés. Sur ces cent vingt-huit échantillons, près de vingt-sept mille larves ont été recensées, et le pourcentage de mortalité calculé pour chaque rondin ; la figure 22A montre la fréquence des taux de mortalité selon des classes de 10 p. 100 ; sur 20 p. 100 des échantillons, les L1 ont une mortalité à la fixation inférieure à 10 p. 100 et sur 3 p. 100 des arbres, la mortalité est supérieure à 90 p. 100.

Plus de 30 p. 100 des échantillons se situent dans la classe 25 p. 100, et sur plus de 55 p. 100 des échantillons les mortalités sont comprises entre 10 et 40 p. 100.

Un calcul sur le total des larves recensées fait apparaître un taux de mortalité moyen de 22,5 p. 100.

Le même type de relevé, effectué dans un peuplement infesté depuis plus longtemps par la cochenille, montre un taux de mortalité moyen de 40 p. 100 et une répartition des classes de mortalités différentes (fig. 22B) : les fréquences des taux de mortalité situées entre 25 et 55 p. 100 sont presque identiques et sur aucun des échantillons les mortalités ne sont inférieures à 10 p. 100. D'autres relevés plus ponctuels, effectués plusieurs années consécutives dans diverses stations de la région Maures-Estérel ne s'écartent guère des résultats indiqués sur la figure 22 et confirment le fait que, dans un même peuplement, les mortalités des L1 à la fixation sont très hétérogènes d'un échantillon à l'autre, et que la moyenne des taux de mortalité varie également d'un peuplement à l'autre.

4.22. — *Variations d'un arbre à l'autre d'un même peuplement.*

Les mortalités des L1 à la fixation étudiées sur seize arbres d'un même peuplement, classés en fonction de la mortalité moyenne croissante, sont, sur les divers échantillons d'un même arbre, homogènes ou hétérogènes selon le cas.

Lorsque le taux de mortalité moyen des L1 à la fixation est faible sur un arbre, les divers échantillons prélevés sur cet arbre sont homogènes : pour les arbres un à quatre de la figure 23, sur lesquels le taux de mortalité moyen des L1 varie de 3 à 16 p. 100, l'hétérogénéité d'un échantillon à l'autre ne dépasse guère ± 4 p. 100 ; sur les arbres ayant un taux de mortalité moyen des L1 de 20 à 30 p. 100, l'hétérogénéité maximale est en général de ± 10 p. 100 ; les arbres sur lesquels le taux de mortalité est supérieur à 30 p. 100 montrent une dispersion des taux de mortalité très importante d'un échantillon à l'autre ; elle est souvent supérieure à ± 20 p. 100. L'arbre n° 16, sur lequel les larves L1 ont un taux moyen de mortalité de 70 p. 100 montre une dispersion de ± 30 p. 100.

Il semble évident, à l'examen de ces résultats, que le facteur principal de variation des taux de mortalité des L1 à la fixation est à rechercher au niveau des caractéristiques particulières de chaque arbre d'un même peuplement entre eux, comme aurait pu le laisser supposer la figure.

4.23. — *Relations densité de la population-mortalité des L1.*

Etant donné le type de colonisation de *M. feytaudi* dans un même peuplement forestier, on peut rencontrer des arbres presque indemnes voisinant avec des arbres à forte densité de larves, et des arbres déjà morts des suites de ces fortes densités de larves de *M. feytaudi* ; cette hétérogénéité très importante des populations de larves, peut être considérée *a priori*, comme un élément important de la variation des taux de mortalité d'un arbre à l'autre.

La densité d'une population de larves de *M. feytaudi* fixées au fond des fissures des écorces peut être exprimée de deux manières :

— A l'unité de surface, c'est-à-dire nombre de larves présentes sur un rondin divisé par la surface d'écorce de l'échantillon, le diamètre étant mesuré, sur la sec-

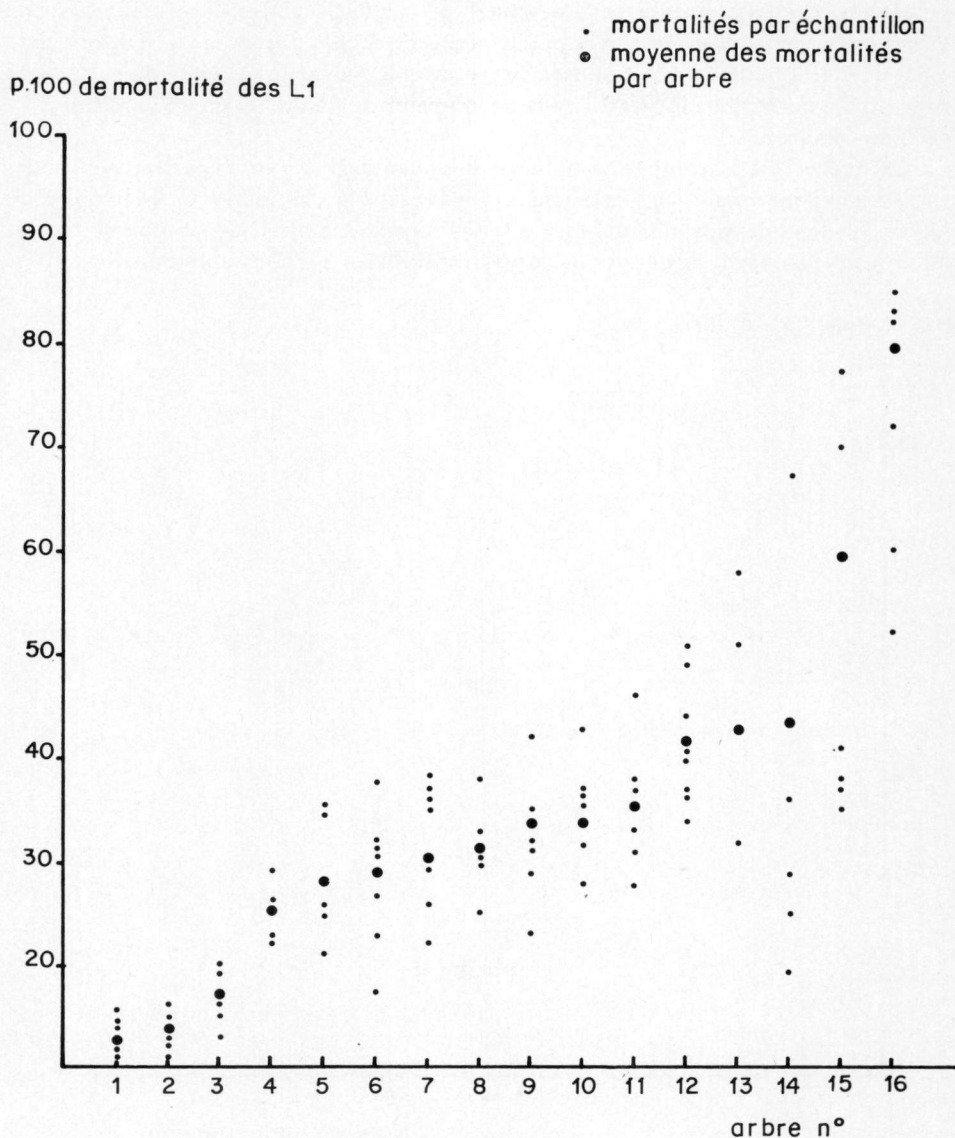


FIG. 23. — Hétérogénéité des mortalités des L1 de *M. feytaudi* à la fixation sur seize arbres d'un même peuplement.

tion, au niveau du liber et non à l'extérieur de l'écorce, pour approcher, au mieux la surface correspondant au fond des fissures de l'écorce.

— A l'unité de longueur de fissure, c'est-à-dire au nombre de larves présentes dans chaque fissure de l'écorce.

La première manière est la plus simple, la seconde est difficile à utiliser car il faudrait non seulement mesurer la longueur de la fissure, mais aussi sa largeur, et il

est pratiquement impossible de déterminer la largeur, car les critères choisis par l'observateur ne sont évidemment pas les critères choisis par la larve. Devant cette impossibilité, il a été décidé d'utiliser soit la densité moyenne à l'unité de surface de tronc, soit le nombre de larves à l'unité de longueur de fissure (et non à l'unité de surface de fissure).

La figure 24 basée sur le comptage de quinze mille larves réparties sur trente-cinq échantillons montre les relations entre la densité des larves au millimètre de fissure et le taux de mortalité des larves ; il apparaît nettement que les taux de mortalité ne sont pas liés à la densité de larves rencontrées sur l'échantillon.

p. 100 de mortalité des L1

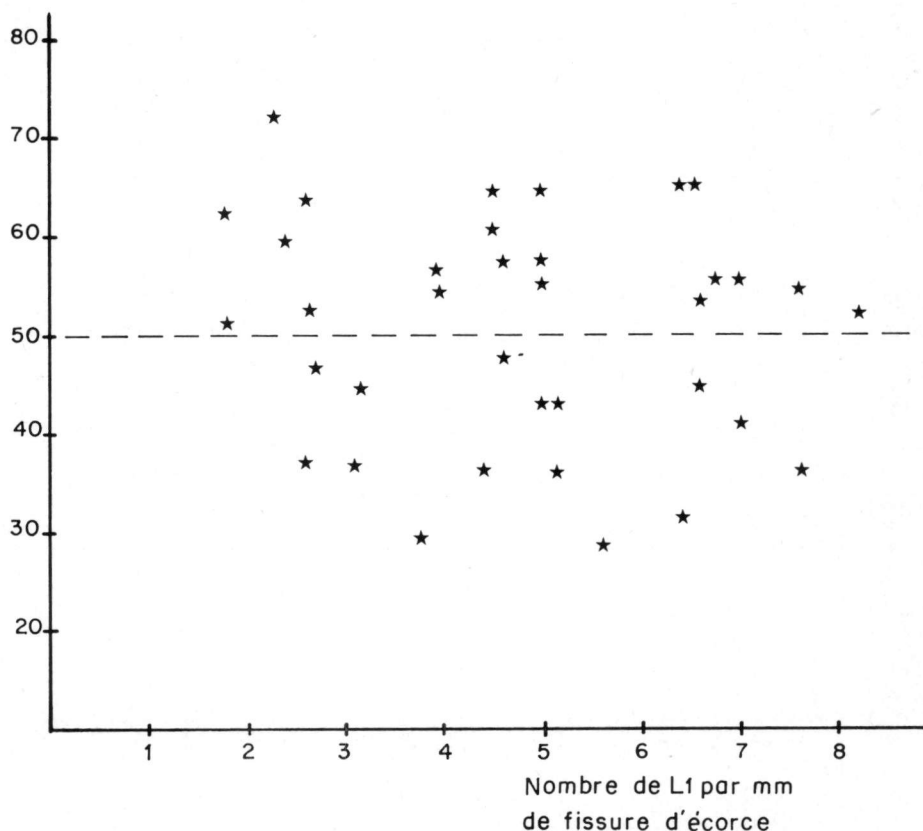


FIG. 24. — Relation entre la densité des larves de *M. feytaudi* au millimètre de fissure d'écorce et le taux de mortalité des L1 à la fixation.

Pour des densités de deux à quatre larves par millimètre, le taux de mortalité est de 40 ± 20 p. 100, pour des densités de six à huit larves par millimètre, le taux de mortalité subit des variations presque identiques.

La densité des larves dans les fissures de divers échantillons prélevés dans un peuplement ne montrant pas de différences significatives, les relations entre le taux de mortalité moyen des larves et leur densité sur un arbre entier ont été étudiées.

La figure 25 fait état des résultats d'une telle étude sur dix-neuf arbres ; les densités sont exprimées en nombre de larves pour 100 cm², en calculant la surface totale de l'arbre (correspondant à la surface d'écorce fissurée) et en dénombrant les larves sur la moitié de cette surface, soit sur un prélèvement de 5 cm tous les 10 cm de fût.

mortalité des L1

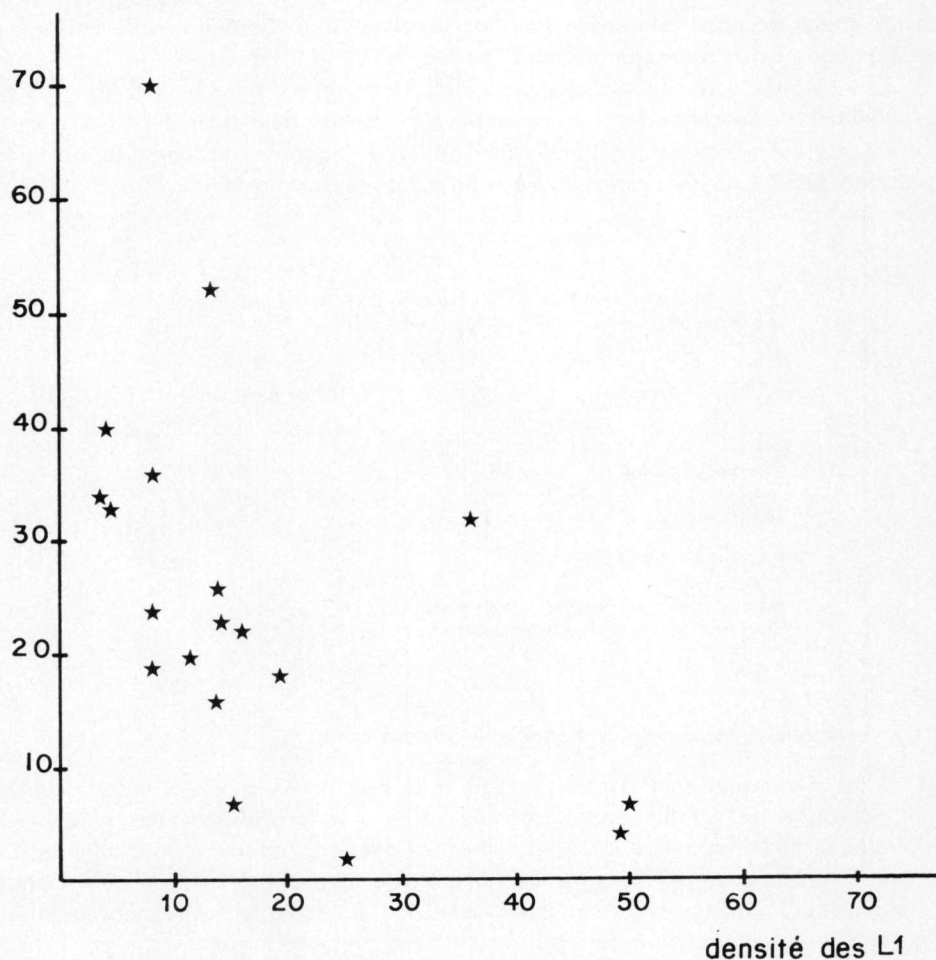


FIG. 25. — Relation entre la densité des larves de *M. feytaudi* pour 100 cm² de tronc et la mortalité des L1 à la fixation.

Le résultat est apparemment inverse de celui qui pouvait être supposé sur les arbres à faible densité, les taux de mortalité des L1 peuvent être parfois très importants (de 50 à 70 p. 100) et sur les deux arbres à forte densité (cinquante larves pour 100 cm²) il est très faible (inférieur à 10 p. 100). En réalité, ce résultat est logique car, parmi les arbres à faible densité, on rencontre des arbres en début de colonisation (à faible taux de mortalité), et sur lesquels les populations sont autorégulées (à fort

taux de mortalité) ; sur les deux arbres à densité importante et à taux de mortalité faible, les populations sont en fin de phase de multiplication et pas encore autorégulées.

4.24. — Relations orientation sur le tronc — mortalité de L1.

Des relevés ont étudié dans plusieurs stations le taux de mortalité des L1 à la fixation, en fonction de l'orientation géographique des divers secteurs de tronc. Lors de l'abattage, le nord est repéré sur l'arbre, et la circonférence divisée en quatre secteurs égaux correspondant au nord, au sud, à l'est et à l'ouest.

Le tableau 3 fait état d'une analyse portant sur vingt six mille larves ; les lots sont relativement hétérogènes, mais la moyenne générale des mortalités des L1 à la fixation est pratiquement identique quelle que soit l'orientation des secteurs ; la mortalité moyenne de 39,7 p. 100 correspond à celle indiquée dans la figure 22 pour la parcelle Campaux.

TABLEAU 4

*Mortalité des L1 de Matsucoccus feytaudi à la fixation
en fonction des symptômes de l'attaque (moyennes sur dix-huit arbres)*

Symptômes	p. 100 de mortalité des L1
1. — Pas de symptôme	12
2. — Légers écoulements de résine	18
3. — Ecoulements de résine	29
4. — Ecoulements de résine importants. Quelques attaques de <i>Pissodes notatus</i>	54

4.25. — Relations ancienneté de l'attaque — mortalité des L1.

Si les mêmes dix-neuf arbres ayant servi de base à l'élaboration de la figure 25 sont regroupés en quatre classes correspondant à la progression des symptômes de l'attaque de *M. feytaudi* (tabl. 4), il devient évident que le taux de mortalité des L1 est lié à l'ancienneté de l'attaque de l'arbre par la cochenille. Cette constatation s'intègre dans le phénomène décrit par Riom *et al.* (1971) sous le nom d'autorégulation des populations qu'un chapitre ultérieur étudiera plus précisément.

4.26. — Conclusion.

Les résultats des nombreux relevés qui ont étudié la mortalité à la fixation laissent supposer que le microclimat de la station joue un rôle peu marqué durant cette phase importante de la dynamique des populations de l'espèce. En effet, les variations constatées d'une station à l'autre s'expliquent très bien par des états de dépérissement « moyen » différents, liés à l'ancienneté de l'attaque dans les stations.

Des enregistrements microclimatiques montrent des différences de température de plusieurs degrés selon l'orientation des secteurs du tronc, or les taux de mortalité

pratiquement identiques, constatés sur ces divers secteurs semblent confirmer le rôle peu important du climat.

D'autre part, les analyses sur plusieurs années consécutives, mettent en évidence que la « variable annuelle » du taux de mortalité à ce stade est très faible.

TABLEAU 5

*Répartition des mortalités des L1 sur l'arbre en fonction de la hauteur
(prélèvement de 10 cm de tronc tous les mètres)*

Hauteur en m	Arbre n° 1			Arbre n° 2			Arbre n° 3		
	Population		p. 100 de L1 mortes	Population		p. 100 de L1 mortes	Population		p. 100 de L1 mortes
	pontes	L1		pontes	L1		pontes	L1	
1	118	4 552	29	116	2 790	35	134	798	71
2	192	320	23	96	338	32	122	410	77
3	8	427	11	24	332	56	9	170	86
4	0	16	0	8	172	33	2	40	60
5				8	126	19	1	74	58
Mortalité moyenne			21 p. 100			35 p. 100			70 p. 100

4.3. — Au stade L1 après fixation

Comme indiqué précédemment, sont considérées comme mortes après fixation les larves qui ont commencé à sécréter des cires à l'extrémité de leur abdomen ; elles se différencient des larves vivantes par le fait qu'elles sont desséchées et que leurs téguments sont plissés ; le relevé de ce type de mortalité doit être effectué à la fin du mois de juin ou courant juillet, c'est-à-dire, plus de 2 mois après la fixation.

Comme pour les L1 à la fixation, les dépouillements doivent, étant donné la petite taille des larves, être effectués sous la loupe binoculaire.

La mortalité des L1 après la fixation est très variable : elle peut aller de 10 à plus de 80 p. 100. Elle est sans relation apparente avec la densité de la population (fig. 26) : sur des arbres hébergeant des faibles populations (moins de cinq cents larves pour 10 cm de tronc), la mortalité des L1 peut varier de un à huit. Il n'y a pas non plus de relation nette entre le nombre de pontes sur l'arbre entier et la moyenne des mortalités des L1 sur le même arbre (fig. 27).

Le tableau 6 indique pour trois arbres de 5 à 6 m, à raison d'un prélèvement de 10 cm de tronc tous les mètres, la répartition des mortalités des L1 en fonction de la hauteur de prélèvement. Sur ces arbres, la population moyenne est du même ordre de grandeur, or les mortalités sont très différentes : pour l'arbre un elle est de 21 p. 100 et pour l'arbre trois de 70 p. 100. Souvent, sur la partie élevée du fût (dernier morceau à écorce fissurée), la mortalité est moins importante que sur les autres portions ; la zone de mortalité maximum se situe en général à 2 ou 3 m de hauteur pour des arbres de 5 à 6 m.

Lors de la coupe des arbres étudiés, les symptômes de l'attaque de *M. feytaudi*

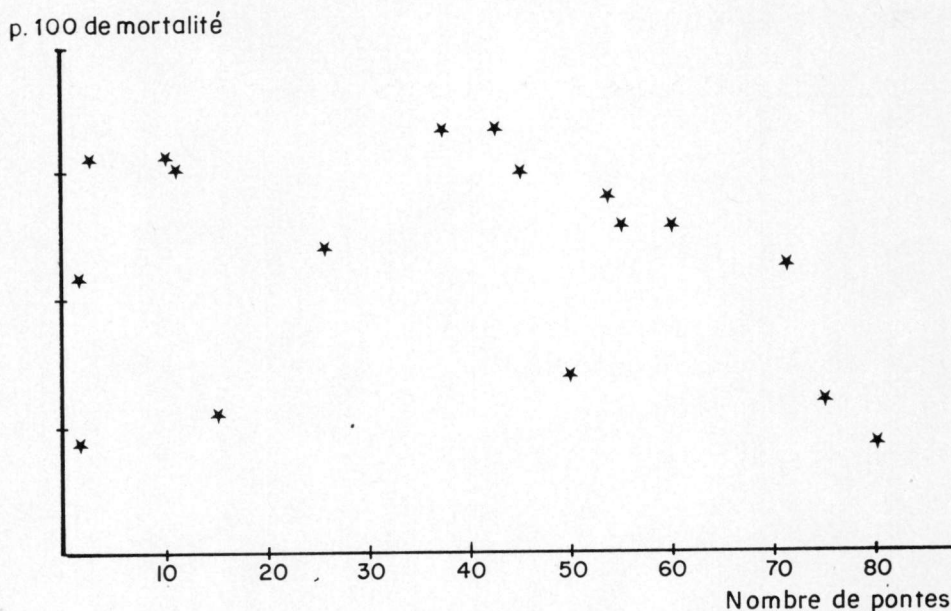


FIG. 27. — Relation entre le nombre moyen de pontes de *M. feytaudi* sur 10 cm de fût et le taux de mortalité moyen des L1 sur l'arbre.

4.4. — Mortalité au stade L2

Les populations fixées sur le fût ont en général une mortalité faible au stade L2. La figure 28, basée sur cent soixante-deux échantillons de 10 cm de fût, indique que sur plus de 70 p. 100 des rondins, la mortalité est inférieure à 5 p. 100, et sur moins de 10 p. 100 des échantillons, elle est supérieure à 15 p. 100.

La moyenne au niveau de l'arbre entier (10 cm prélevés tous les 15), analysée sur vingt arbres, de ce même peuplement, est inférieure à 5 p. 100 pour quatorze cas ; la mortalité la plus importante constatée sur les arbres de ce lot n'est que de 7,9 p. 100. Ces chiffres correspondent aux analyses effectuées d'autres années, dans d'autres peuplements.

La figure 29 montre pour vingt-huit arbres qu'il n'y a pas de relation nette entre le nombre de L2 dénombrées et le taux de mortalité. En population faible, la mortalité peut être inférieure à 1 p. 100 ou atteindre le taux maximum de 8 p. 100. Ce taux se rencontre en général sur les arbres à liber nécrosé par les attaques antérieures.

Les populations fixées dans les pseudophylles ont, dans les quelques cas analysés, un taux de mortalité très faible, de l'ordre de 0,1 p. 100.

4.5. — Mortalité au stade pronympe et nymphe

La mortalité au stade pronympe n'a pu être estimée, car une grande partie des pronymphes écloses sur le houppier se réfugie sur le fût, modifiant ainsi sa population selon une importance qui varie beaucoup d'un arbre à l'autre ; le comptage

Fréquence en p.100

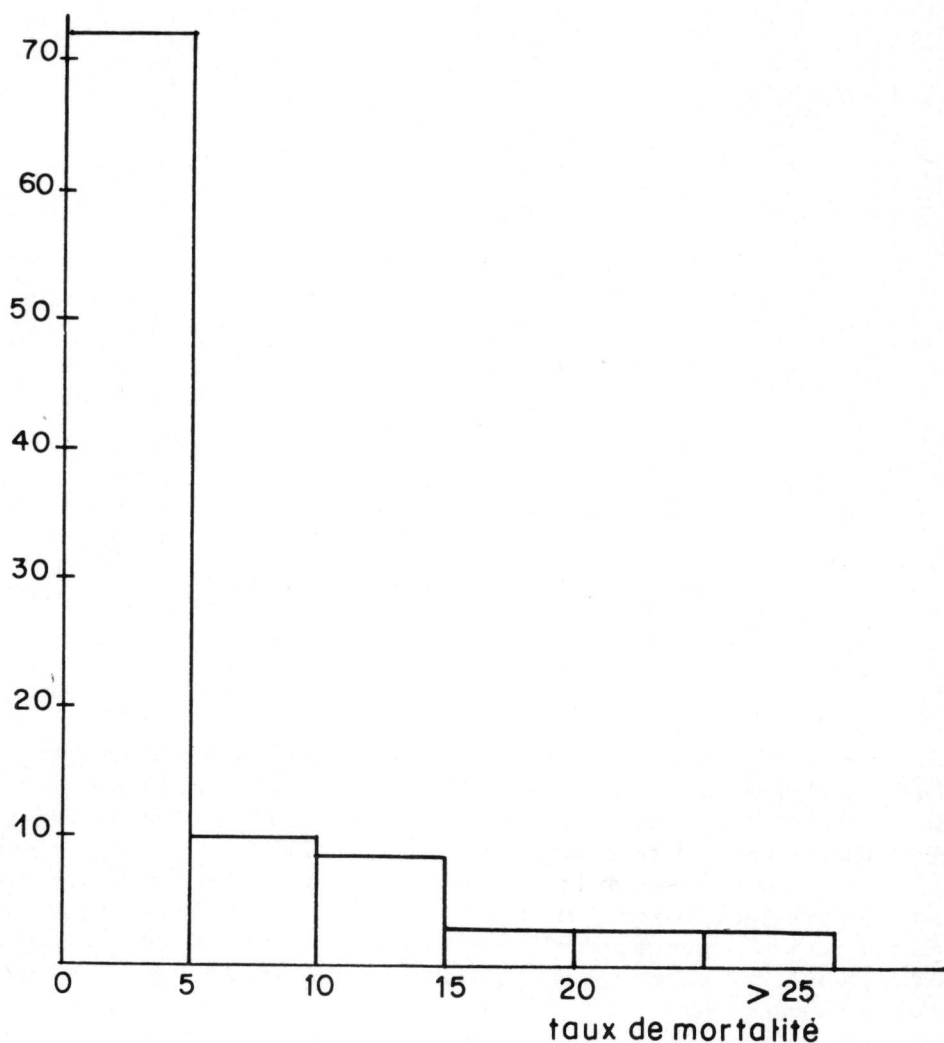


FIG. 28. — Fréquence des taux de mortalité des L2 de *M. feytaudi* sur cent soixante-deux échantillons de tronc de 10 cm (Les Canebières, 1970).

des L2 écloses et des nymphes présentes sur un arbre pourrait cependant fournir une indication sur le taux de disparition des pronymphes mobiles ; les relevés montrent que ce rapport est très variable d'un arbre à l'autre.

Le taux de mortalité des nymphes en cocons est généralement faible, les périodes de grand froid survenant en décembre, janvier et février, n'ont jamais provoqué de mortalités importantes entre 1966 et 1974. La vérification, au laboratoire, de l'action des basses températures, montre que les nymphes résistent très bien à des températures de -15°C durant 6 h (3 p. 100 de mortalité) ; après 17 h à -15° , le taux de

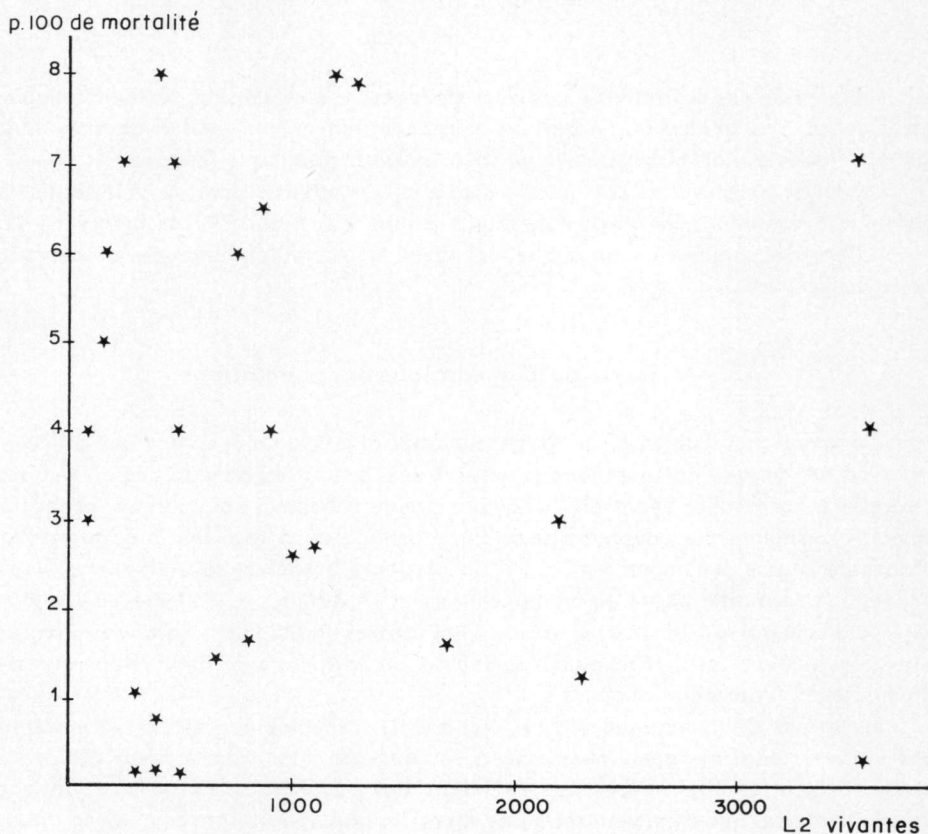


FIG. 29. — Taux de mortalité moyen des L2 de *M. feytaudi* sur vingt-huit pins (Les Canebières et Bagnols en Forêts, 1968-1970).

survie est supérieur à 80 p. 100. Les mâles en cocons prêts à éclore sont un peu plus sensibles, mais supportent très bien cette température de -15° durant plusieurs heures.

4.6. — Mortalité des mâles et des femelles

Les mâles étant très mobiles, il est impossible d'estimer, entre le moment de leur émergence et le moment où ils copulent, la partie de la population qui a disparu. Il en est de même pour les femelles qui restent souvent en posture d'appel durant plusieurs heures, et sont facilement la proie des prédateurs.

Il est fréquent, lors des dépouillements de troncs, de trouver des femelles qui ont sécrété des cires, sans avoir pondu : ce sont des individus qui n'ont pu être fécondés par suite d'absence de mâles, ce qui est fréquent dans la région Maures-Estérel (cf. 2.4. Sex-ratio écologique).

Juste avant leur émergence, les mâles semblent relativement sensibles à certains accidents climatiques, en particulier les gros orages qui peuvent inonder le fond des fissures des écorces et provoquer, très exceptionnellement, une mortalité de quelques pour cents.

4.7. — Conclusion

Cette étude des mortalités aux divers stades est incomplète car certaines séquences n'ont pu être analysées, en particulier celles relatives aux adultes en activité. Le fait que l'insecte n'ait pu être élevé au laboratoire a compliqué le travail.

L'analyse de plusieurs centaines d'arbres a cependant permis de déterminer les phases clef conditionnant le taux de multiplication de l'espèce, et de mettre en évidence l'origine, biotique ou abiotique, des diverses mortalités survenant au cours du cycle de l'espèce.

5. — Analyse de la dynamique des populations

L'examen des mortalités de *M. feytaudi* aux divers stades montre que plusieurs types de dynamique des populations doivent être distingués dans la région Maures-Estérel. La cochenille, ayant été introduite accidentellement, a colonisé progressivement l'ensemble des peuplements de Pin maritime selon le même mécanisme : la cochenille réussit à s'implanter sur un ou plusieurs arbres et se multiplie quelques années ; durant cette phase de multiplication, les L1 mobiles et les femelles s'implantent passivement sur les arbres voisins ; les arbres initialement colonisés meurent souvent et s'ils survivent, le niveau de la population de *M. feytaudi* diminue par suite des phénomènes d'autorégulation.

En termes de dynamique des populations, le territoire de l'espèce est constitué par l'arbre : dans un même peuplement, en cours de colonisation, et sur des arbres voisins, il y a les divers types de dynamique des populations. Par contre, dans les peuplements très anciennement colonisés, toutes les populations sont en autorégulation.

Les figures 30 et 31 montrent le devenir de la descendance d'une ponte dans le cas d'une population :

- en début de multiplication,
- en cours de multiplication,
- en autorégulation,

pour une perte à la fixation de 95 p. 100 (fig. 30) et 97,5 p. 100 (fig. 31), et avec deux niveaux de mortalité pour les L1 des populations en autorégulation.

Pour une population en début de colonisation, le taux de multiplication est de 3,8 à 7,6 : en réalité, en tout début de colonisation, il est bien supérieur, et doit être multiplié par deux ou trois.

Le chiffre de 0,4 à 1,92 indique la multiplication de populations déjà autorégulées : il n'est pas tenu compte de la chute brutale des densités qui peut être de dix mille fois en un an (J. Riom *et al.*, 1971).

Dans les conditions moyennes des Maures, une femelle fécondée donne naissance à trois à sept femelles dans le cas des populations en début et en cours de multiplication.

Pour déterminer la proportion de ces femelles qui seront fécondées il est indispensable de tenir compte des stations et des années, à cause des décalages phénologiques entre les deux sexes. La figure 32, qui schématise quatre hypothèses, donne le

taux de multiplication réel de l'espèce : il se situe entre 2,9 et 6,8 dans l'hypothèse d'une perte à la fixation de 95 p. 100.

Dans les cas peu fréquents (fig. 21) où la perte à la fixation n'est que de 90 p. 100, le taux de multiplication de *M. feytaudi* serait de 4,4 à 11,6 ; lorsque le taux de fixation n'est que de 2,5, le taux de multiplication est de 1,4 à 3,4.

Ces chiffres ne sont évidemment que des moyennes mais recourent des observations plus globales effectuées avec des méthodes d'étude indirectes des populations (cf. 32). A partir d'une ponte, il faut 8 à 10 ans pour qu'un arbre de 8 à 10 m de haut soit totalement colonisé par les larves de *M. feytaudi*.

Avec un tel taux de multiplication, surtout dans la phase de début de colonisation, il n'est pas étonnant que l'ensemble de la Région Maures-Estérel ait été, en quelques dizaines d'années, totalement envahie par *M. feytaudi*, et que le phénomène de dépérissement du pin maritime soit apparu aussi brutal.

6. — Conclusion

L'étude des mortalités de *M. feytaudi* aux divers stades de développement montre deux types principaux de mortalités larvaires :

— Certaines paraissent obligatoires, au moins dans les conditions de la région Maures-Estérel ; elles sont apparemment peu ou pas influencées par la densité de la population, l'ancienneté de l'attaque, ou la « qualité » de la station : c'est le cas par exemple de la perte à la fixation.

— D'autres sont liées à l'ancienneté de l'attaque. Ce phénomène désigné sous le nom d'autorégulation des populations par J. Riom et B. Gerbinot, 1977, est très net pour le stade L1 et L2 en particulier.

Les variations de fécondité, même si elles ne sont pas très importantes ($\pm$ 8 p. 100 environ), sont elles aussi, dépendantes de l'ancienneté de l'attaque donc des phénomènes d'autorégulation.

L'autorégulation des populations est difficile à appréhender, car elle est la conséquence des nombreuses lésions provoquées par les piqures de nutrition des L1 et des L2 : lorsque la population de *M. feytaudi* a atteint son niveau maximum, les dix larves qui vivent sur 1 cm de surface d'écorce provoquent des lésions libériennes importantes. L'expérience montre qu'il faut plusieurs années pour que ces lésions guérissent et rendent l'arbre de nouveau réceptif à la fixation, dans de bonnes conditions, d'une nouvelle population de *M. feytaudi*. La suppression des populations résiduelles par traitement chimique, effectuée plusieurs années consécutives, ne suffit pas à obtenir la réimplantation d'une nouvelle population, dans un délai de 3 à 4 ans.

Si expérimentalement on réinfeste, même avec un grand nombre de pontes (par exemple mille pontes, soit trois cent vingt mille larves), un arbre sur lequel la population de *M. feytaudi* a fortement diminué au stade L2, il n'y a pas de différence significative entre les lots réinfestés et le témoin.

L'autorégulation des populations qui apparaît de manière brutale, doit en réalité être un phénomène progressif qui est sans doute un élément déterminant du niveau relativement bas des populations de *M. feytaudi* dans certaines forêts d'Europe ou d'Afrique.

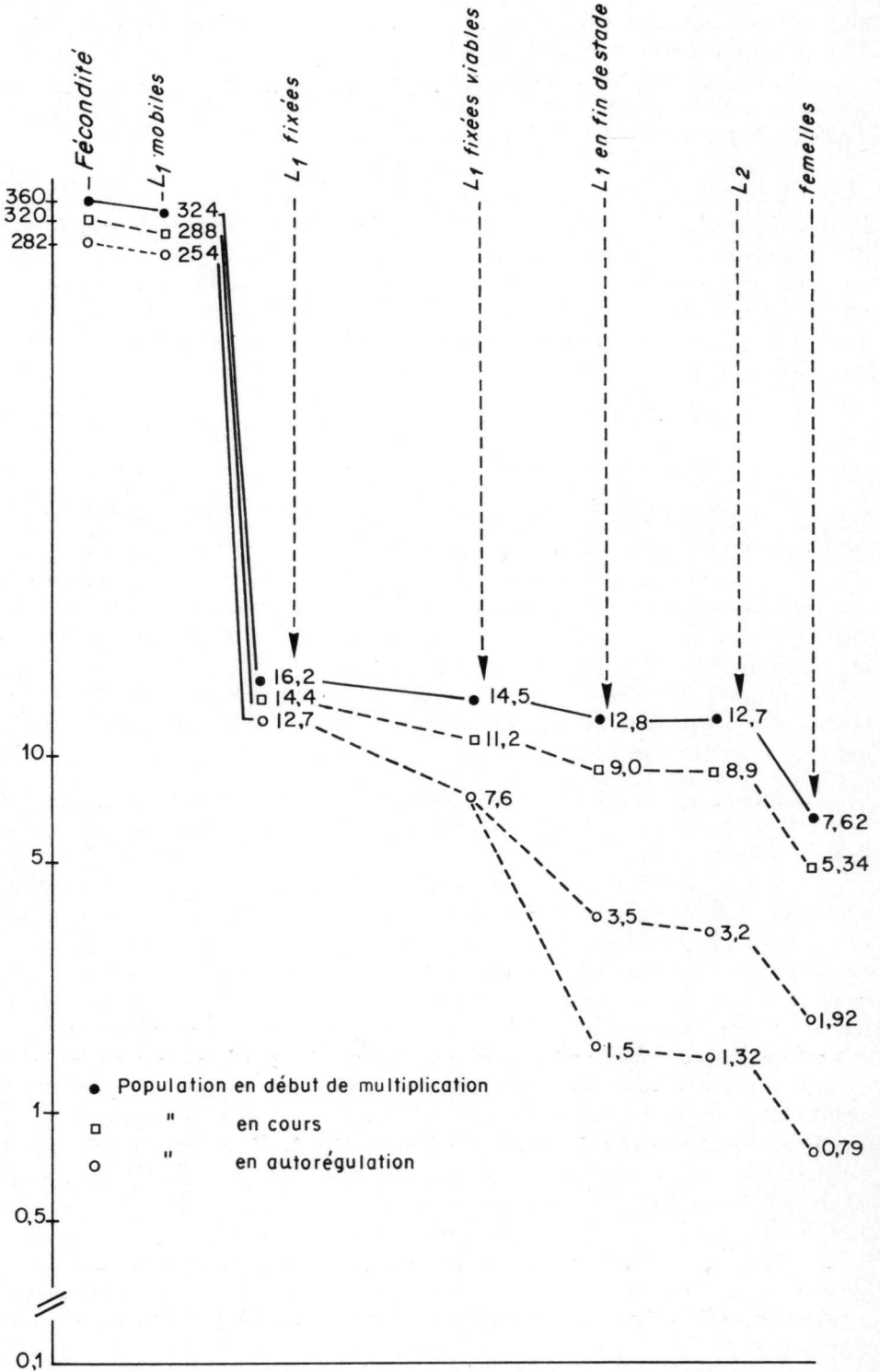


FIG. 30. — Evolution numérique de la descendance d'une ponte de *M. feytaudi* pour une perte à la fixation de 95 p. 100,

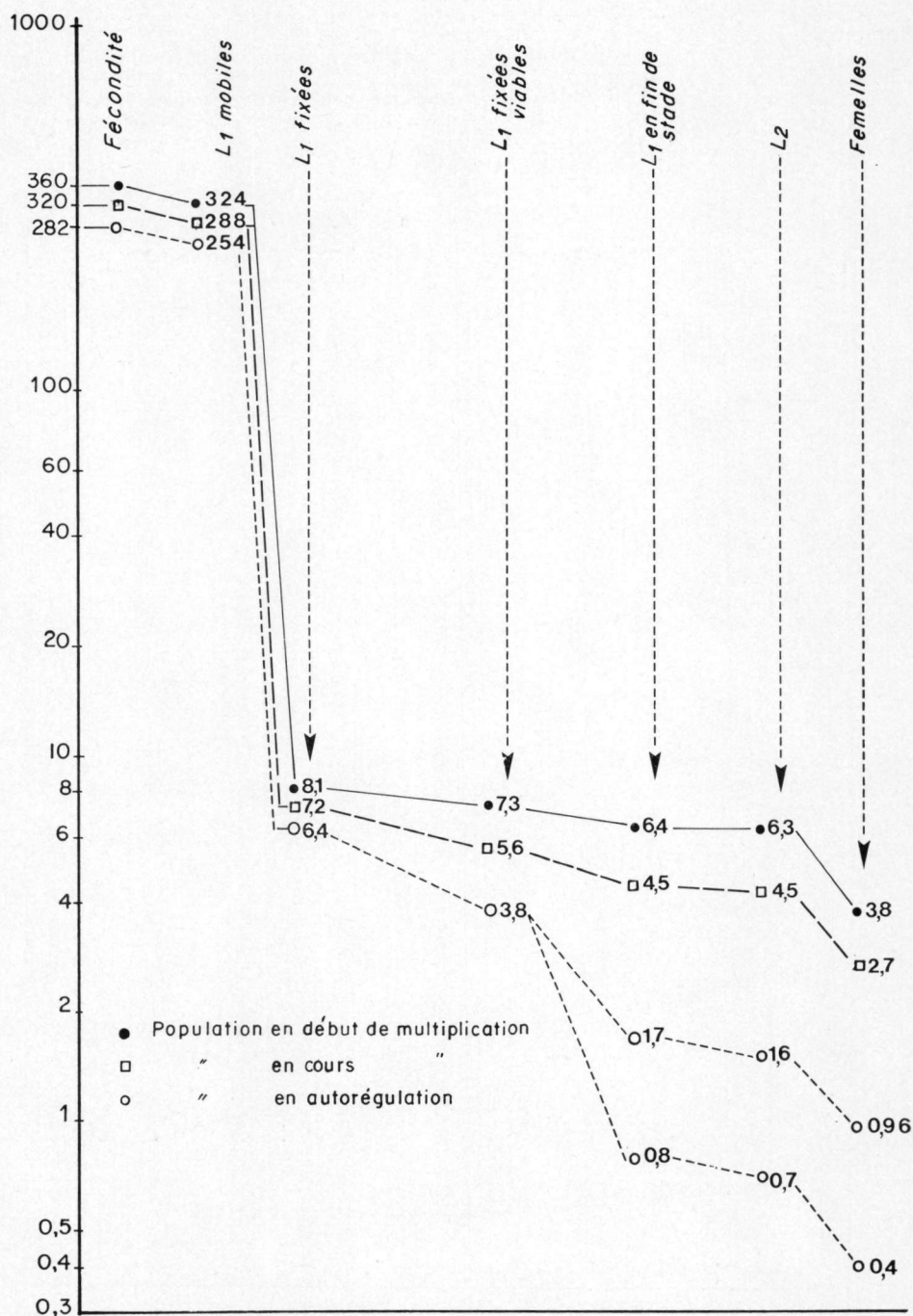


FIG. 31. — Evolution de la descendance d'une ponte de *M. feytaudi* dans le cas d'une perte à la fixation de 97,5 p. 100.

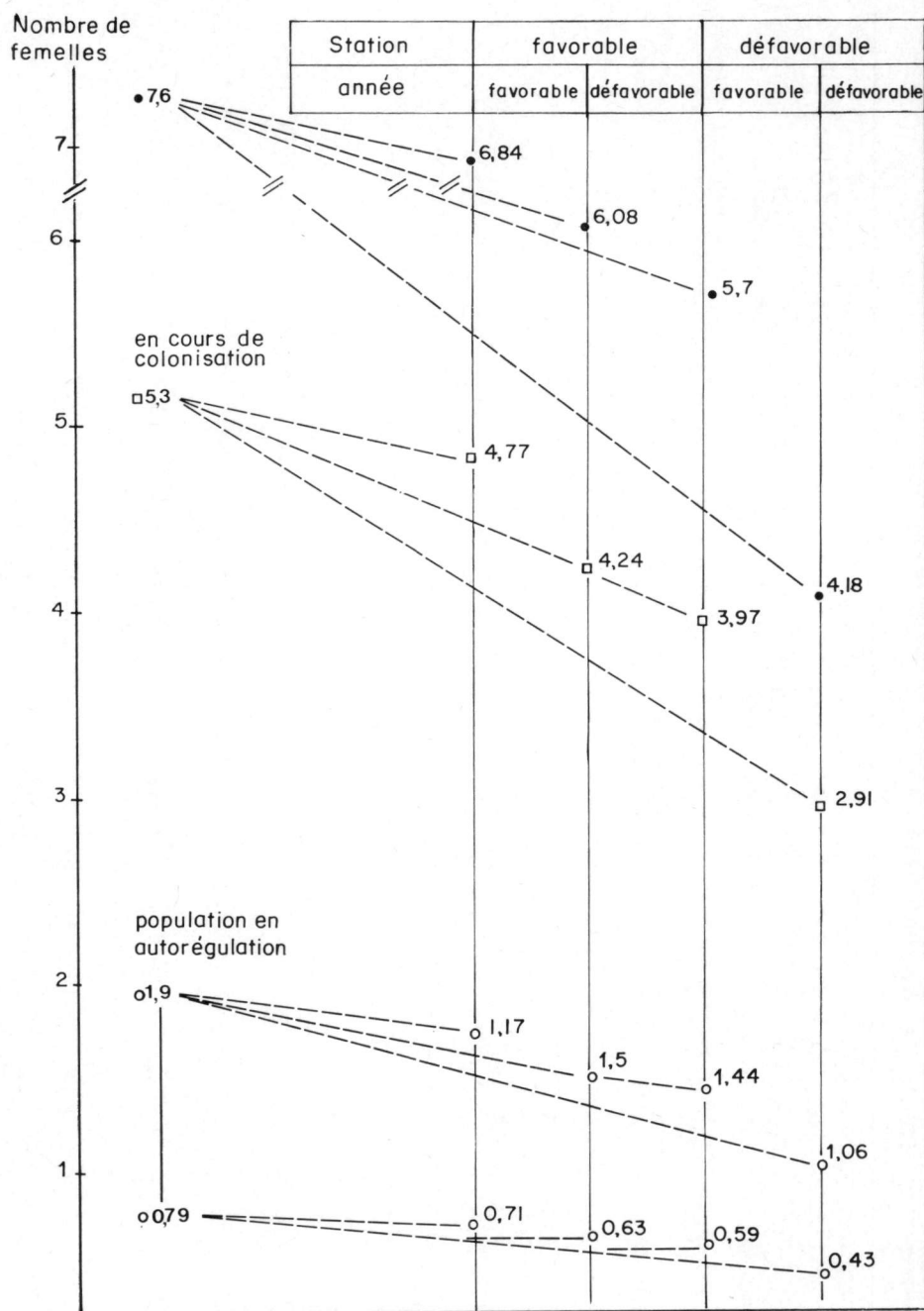


FIG. 32. — Devenir des femelles issues d'une ponte de *M. feytaudi* en fonction des stations et des années dans trois cas.

Les analyses effectuées dans plusieurs stations de la région Maures-Estérel n'ont jamais montré de différences significatives dans les taux de mortalités au cours des diverses étapes de la vie larvaire. P. Carle, 1973 a montré que le taux de mortalité des arbres n'était pas le même dans toutes les stations : cette constatation n'indique pas que le niveau des populations ait été différent dans ces stations car, à niveau de population égal, les arbres peuvent réagir différemment en fonction des conditions de la station (sol, alimentation en eau...) ou de la « pression » des insectes xylophages.

Durant le cycle de *M. feytaudi*, le seul facteur de multiplication qui soit influencé par le microclimat de la station est la coïncidence entre les éclosions des mâles et des femelles (J. Riom et J. P. Fabre, 1979) ; cette non coïncidence n'a pas la même importance d'une année à l'autre et la hiérarchie des stations est variable. La non coïncidence des éclosions doit être interprétée comme le résultat des conditions mésoclimatiques de l'année, aggravé ou non, par les conditions microclimatiques des stations.

Remerciements

Ce travail effectué dans le cadre du département des Recherches Forestières de l'I.N.R.A. a été aidé par la D.G.R.S.T. (Comité Lutte Biologique, n° contrat 68.01.283. avenant 1-2-3) qu'il me soit permis de remercier MM. Daguin, Salmon-Legagneur, secrétaires généraux, et M. Frison Président du Comité.

Les prospections systématiques dans l'aire du Pin maritime n'ont été possibles que grâce à l'aide pour l'Espagne de MM. Torrent, Dafauce, Cadahia et Montoya, du « Servicio de Plagas Forestales » ; pour le Maroc de M. Zaki, Directeur de la Station de Recherches Forestières de Rabat ; pour la Tunisie, M. Marion, Directeur de l'Institut de Reboisement de Tunis.

Summary

Matsuccocus feytaudi Duc. IV. — Biotic potential and dynamic of stands

M. feytaudi has a medium fecundity of three hundred and twenty ; it can vary from one hundred to five hundred and fifty, but for more 80 p. 100 stands, it is included between two hundred and four hundred. There is a relation between the dimension of the females weight and their fecundity. According to the stations, the medium females fecundity is varying from two hundred and eighty up to three hundred and sixty ; the fecundity is decreasing when trees are strongly infested for several years. In the Maures-Esterel area, the laying fertility is very good : it is practically always superior to 85 p. 100.

Despite the simultaneous use of several study methods, it has been impossible to determine the sex-ratio exactly. Every method gives very heterogeneous results. Apparently, the surest method gives the sex-ratio 1,2.

The sex-ratio is modified by the non-coincidence of males and females hatchings. These ones are variable according to the stations and the years. This non-coincidence is due to the microclimate action on the L2 females and nymphs in their cocoons.

The methods used for the dynamic study of stands are explained and criticized. The different methods for trapping do not give any satisfaction for the estimation of stands level on a tree.

The mortality rates at several stages are very variable. The L1 stage is determining for the becoming of stands : the mortality during the crawler phase is very important (90 to 98 p. 100) ; the mortality rate during the fixation is low (10 p. 100) on the lately infested trees, and more important (up to 70 p. 100) on the trees, the bast of which is injured by previous attacks. It is likewise after the fixation of L1 (10 to 80 p. 100 mortality according to the different cases). The L2 stage has few losses (often less 10 p. 100) on the trees being in process of colonization, the multiplication rate is varying from 2,2 to 5,8 according to the years and stations.

Références bibliographiques

- AUGHANBAUGH J., 1949. The *Matsucoccus* scale (*Matsucoccus gallicosus*) in pitch pine plantation. *Pa. Forest and Waters*, **1**, 182-186.
- ANDRE A., JOLY F., 1957. Forêts. Carte n° 19 de l'Atlas du Maroc.
- BEAN J. A., GODWIN P. A., 1955. Description and bionomics of a new red pine scale, *Matsucoccus resinosae*. *For., Sci.*, **1**, 164-176.
- BILIOTTI E., RIOM J., 1967. Faune corticole du pin maritime : *Elatophilus nigricornis* (Hem. Antho-
coridae). *Ann. Soc. Entom. France* (N. S.) **3** (4), 1103-1108.
- BLANCK A., 1966. Le rôle de la Cochenille *Matsucoccus feytaudi* dans le dépérissement du Pin mari-
time de la forêt des Maures. *Phytoma*, **175**, 1-12.
- BLANCK A., GAYRAUD Y., 1969. Le dépérissement du Pin maritime dans le Sud-Est de la France
par l'action de la Cochenille *Matsucoccus feytaudi*. *Phytoma*, **207**, 2-12.
- BODENHEIMER F. S., NEUMARK (S.), 1955. The Israël pine *Matsucoccus*. Turim Press Ltd., Jeru-
salem, 122 p.
- BORATYNSKI K. L., 1952. On the Biology of some British Coccoidea. *Proc. R. entom. Soc. London* (A),
26, 43-44.
- BORATYNSKI K. L., 1952. *Matsucoccus pini* (Green 1925) (Homoptera, Coccoidea, Margarodidae).
Bionomics and external anatomy with reference to the variability of some taxonomic cha-
racters. *R. Entomol. Soc. London, Trans.*, **103** (9) 285-326.
- BORATYNSKI K. L., 1959. *Matsucoccus pini* (Green) in Norfolk. *Entomol. Mon. Mag.*, **95** (1145), 240.
- BOUVAREL P., 1960. Note sur la résistance au froid de quelques provenances du Pin maritime. *Rev.*
For. Fr., **7**, 495-508.
- CADAHIA D., MONTOYA R., 1967. *Matsucoccus feytaudi* Duc., un peligroso enemigo para *Pinus*
pinaster Sol. en Espana. *Bol. Serv. Plagas Forestales*, **20**, 95-102.
- CADAHIA D., MONTOYA R., 1968. Prospeccion de *Matsucoccus feytaudi* Duc. y *Matsucoccus pini*
Green (Homoptera, Margarodidae) en la mitad Norte de Espana. *Bol. Serv. Plagas Forestales*,
22, 133-134.
- CARLE P., 1968a. Le dépérissement du Pin maritime dans le Var. Epidemiologie. Symptomatologie.
Cause primaire, *Rev. Fr.* n° 3, 135-203.
- CARLE P., 1968b. Attractivité des lésions provoquées par *Matsucoccus feytaudi* Duc. sur Pin Maritime
à l'égard de *Pissodes notatus*, *Ann. Sci. Forest.* **25** (1) 25-33.
- CARLE P., 1968c. Méthode d'obtention massive des pontes de *Matsucoccus feytaudi* Duc. par pié-
geages des femelles. *Ann. Sci. For.*, **25** (2), 57-68.
- CARLE P., 1971. Les phénomènes présidant aux successions d'insectes dans le dépérissement du Pin
maritime du Var. Lutte biologique en forêt. Pont-à-Mousson. Nov. 1969. *Ann. Zool. Ecol. Anim.*,
n° hors série, 177-192.
- CARLE P., 1973. Le dépérissement du Pin mésogéen en Provence. Rôle des insectes dans les modifi-
cations d'équilibre biologique des forêts envahies par *Matsucoccus feytaudi* Duc. Thèse,
Université Bordeaux I, n° 377.
- CHARARAS C., 1962a. Causes et conditions du dépérissement du Pin maritime dans le Var. *C. R.*
Acad. Sci., **255**, 2826-28.
- CHARARAS C., 1962b. Les facteurs biologiques de la destruction du Pin maritime dans le Var.
C. R. Acad. Agr., **48**, 206-209.
- CHARARAS C., 1964. Le Pin maritime. Dépérissement général dans le Var. Etude du rôle des
Insectes, des conditions climatiques, des facteurs biologiques. *Encyclopédie entomologique*.
Série A. t., XL, 1 vol., P. Lechevalier Edit.
- CHAUTRAND L., ROUX L., 1964. A propos du dépérissement du Pin maritime dans les Maures.
Controverses sur l'ancienneté du Pin maritime dans les Maures. *Rev. For. Fr.*, n° 6, 506-510.
- CONNOLA D. P. 1961. *Matsucoccus* scale (*M. resinosae*) in New York. *Soc. Amer. For.*, **18** (3), 2-3.
- DOANE C. C., 1959. The red pine scale. *Conn. Agr. Exp. Sta. Circ.*, **207**, 3-7.
- DUCASSE G., 1938. Quelques observations sur une Cochenille *Matsucoccus matsumurae* Kuwana.
Rev. Zool. Agric., **37** (9), 129-133.
- DUCASSE G., 1942. Notes sur *Matsucoccus feytaudi* (Homoptera, Coccidae). *Rev. Fr. Ent.*, (8), 217-225.
- DUDA E. J., 1961. Some aspects of the biology and ecology of the red pine scale, *Matsucoccus resi-
nosae* B. et G. Doctoral dissertation, Univ. Mass.
- DUDA E. J., 1962. The genus *Matsucoccus* with special reference to *Matsucoccus resinosae*. *Sci. tree*
Topics, **11**, 9, 1, 10.
- DUDA E. J., 1964. Survival of the red pine scale on cut logs. *Sci. Tree Topics*, **2** (10), 3-4.
- DUFF C. E., 1928. The varieties and the geographical forms of *Pinus pinaster* Soland in Europa and
South Africa with notes on the sylviculture of the species. Union of South Africa. British
empire forestry conference. Australasia, 1928, 56 p.

- DUGELAY A., 1963. Hypothèses sur le dépérissement du Pin maritime. *Rev. For. Fr.*, 614-625.
- FERRE Y. (de), 1971. Les pins maritimes au Maroc. Rapport de mission, Laboratoire forestier, Faculté des Sciences, Toulouse.
- FIESCHI V., 1932. Anatomie de la feuille chez les pins maritimes. *Bull. Soc. Hist. Nat. de Toulouse*, 64, 18 p.
- FIESCHI V., GAUSSEN H., 1932. Classification des pins maritimes. *Bull. Soc. Hist. Nat. de Toulouse*, 64, 10 p.
- HARTZELL A., 1956. Two new host of *Matsucoccus* bark scale. *Contrib. Boyce Thompson Inst.* 18, 281-282.
- HARTZELL A., 1957. Red pine scale with special reference to its host plants and coldhardiness. *Contrib. Boyce Thompson Inst.* 18, 421-428.
- HERBERT F. B., 1921. The genus *Matsucoccus* with new species (Hemip. Homopt.). *Proc. Entomol. Soc. Wash.*, 23, 15-22.
- HERVE P., 1964. A propos du Pin maritime des Maures. *Rev. For. Fr.*, n° 8, 770-771.
- HERVE P., 1965. Le dépérissement des Pins maritimes des Maures. *Entomops*, 3, 98-104.
- HUGUET del VILLAR E., 1933. Sobre el habitat calizo de « *Pinus Pinaster* ». *Boll. Soc. Esp. Hist. Nat.*, 33, 133-138.
- JOLY R., 1963. *Matsucoccus feytaudi* Duc. (Coccidae, Margarodidae). Nouvelles stations en France. Son importance forestière. *Rev. For. Fr.*, n° 3, 203-207.
- MacCAMBRIDGE W. V., PIERCE D. A., 1964. Observations on the life history of the Pinyon Needle Scale *Matsucoccus acalytus* (Homoptera, Coccoidea, Margarodidae) *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, 57, 197-200.
- MacCLURE M. S., 1977. Population dynamics of the Red pine Scale, *Matsucoccus resinosae* (Homoptera : Margarodidae) : the influence of resinosis. *Env. entomology*, 6 (6), 789-795.
- MacINTYRE T., 1956. *Matsucoccus resinosae* B. et G. on Red Pine in Connecticut. *Proc. Tenth Int., Cong. Entomol.* vol. 4, 369-371.
- MacKENZIE H. L., 1941. *Matsucoccus bisetosus* Morrison, a potential enemy of California pines. *J. Econ. Entomol.*, 34, 783-785.
- MacKENZIE H. L., 1942. A new species of *Matsucoccus* attacking pinon pine in California (Homoptera, Coccoidea, Margarodidae). *Microentomology*, 6, 2-5.
- MacKENZIE H. L., 1942. Seasonal history of the Margarodid scale, *Matsucoccus bisetosus* Morrison, occurring on ponderosa and jeffrey pines in California (Homoptera, Coccoidea, Margarodidae) *Microentomology*, 7, 19-24.
- MacKENZIE H. L., 1943. The seasonal history of *Matsucoccus vexillorum* Morrison (Homoptera, Coccoidea, Margarodidae). *Microentomology*, 8, 42-47.
- MacKENZIE H. L., GILL L. S., and ELLIS D. E., 1948. The Prescott scale (*Matsucoccus vexillorum*) and associated organisms that cause flagging injury to ponderosa pine in the Southwest. *J. Agr. Res.*, 76, 33-51.
- METRO A., 1958. Forêts. Atlas du Maroc. Section VI, Biogéographie, 157 p.
- MOLINA RODRIGUEZ F., 1965. Compartamiento racial del *Pinus pinaster* en el Nordeste de Espana. *An. Inst. For. invest. exper.*, 10, Ano 37, 221-238.
- MORRISON H., 1928. A classification of the higher groups and genera of the Coccid family Margarodidae. *USDA, Techn. Bull.*, 52, 239 p.
- MORRISON H., 1939. Description of new species on *Matsucoccus* (Hemiptera, Coccidae). *Proc. Ent. Soc. Wash.*, 42, 1-20.
- NICOLAS A., GANDULLO J. M., 1967. Ecología de los pinares Espanoles. I. *Pinus pinaster* Ait. Ministerio de Agricultura, Instituto Forestal de investigaciones y experiencias. Madrid. 311 p.
- PARR T. J., 1939. *Matsucoccus* sp., a scale insect injurious to certain pines in the Northeast (Hemiptera Homoptera). *J. Econ. Entomol.*, 32, 624-630.
- PARTRIDGE A. D., SCHENEK J. A., 1961. Dieback of Ponderosa pine in Northern Idaho. *Res. note n° 19 Coll. For. Univ. Idaho, Moscow. Id.*
- PLUMB G. H., 1950. A new and serious insect pest of red pine. *Conn. Agr. Exp. Sta. Spec. Circ.* 4 p.
- RICHARDS W. R., 1960. A new species of *Matsucoccus* Cockerell (Homoptera, Coccoidea). *Can. Entomol.* 92, 179-181.
- RIEUX R., 1973. Contribution à la connaissance de la biologie et de l'écologie de *Matsucoccus pini* Green, 1925 (Homoptera, Coccoidea, Margarodidae). Thèse de doctorat de spécialité (Biologie appliquée, option écologie). Université de Provence.
- RIEUX R., 1975. La spécificité alimentaire dans le genre *Matsucoccus* (Homoptera, Margarodidae) avec référence spéciale aux plantes hôtes de *M. pini* Green. *Ann. Sci. For.*, 32, n° 3.
- RIOM J., GERBINOT B., BOULBRIA A., FABRE J. P., 1971. Éléments de la bioécologie de *Matsucoccus feytaudi* Duc. (Coccoidea, Margarodidae) et de ses prédateurs dans le Sud-Est et le Sud-Ouest de la France. « Lutte Biologique en Forêt ». Pont-à-Mousson, Nov. 1969. *Zool. Ecol. Anim.*, n° H. S., 153-176.

- RIOM J., GERBINOT B., 1977. Etude biologique et écologique de la cochenille du Pin maritime *Matsucoccus Feytaudi* Duc., 1942 (Coccoidea, Margarodidae, xylococcine) dans le Sud-Est de la France. I. Biologie générale et Phénologie. *Ann. Zool.-Ecol. anim.* **9**, 11-50.
- RIOM J., FABRE J. P., 1977. Etude biologique et écologique de la cochenille du Pin maritime *Matsucoccus Feytaudi* Duc., 1942 (Coccoidea Margarodidae, xylococcine) dans le Sud-Est de la France II. Régulation du cycle annuel. Comportement des stades mobiles. *Ann. Zool.-Ecol. anim.* **9** (2), 181-209.
- RIOM J., 1977. Etude biologique et écologique de la cochenille du Pin maritime *Matsucoccus feytaudi* Duc., 1942 (Coccoidea, Margarodidae, Xylococcinae) dans le Sud-Est de la France. III. Structure des populations sur l'arbre. *Ann. de Zool., Ecol. anim.*, **9** (4), 709-732.
- RIOM J., FABRE J. P., 1979. Décalage phénologique des éclosions des deux sexes chez *Matsucoccus feytaudi* Duc. (Coccoidea, Margarodidae). *C. R. Ac. des Sci. Paris, série D*, 288, 89-92.
- RIOM J., GOILLOT Ch., FABRE J. P., 1979. Télédétection d'attaques de la cochenille *Matsucoccus feytaudi* Duc (Coccoidea, Margarodidae) dans les forêts de Pin maritime du Sud-Est de la France par microdensitométrie trichrome sur film IRC. *Ann. des Sci. Forest.*, n° 4, 16 p., 9 fig., 5 tabl.
- ROL R., 1933. Les races françaises de pin maritime. *Rev. Eaux For.*, 19-23.
- SCHVESTER D., 1967. Observations générales sur le dépérissement du Pin maritime dans les Maures. *Rev. For. Fr.*, n° 6, 374-384.
- SCHVESTER D., CARLE P., RIOM J., 1970. Le « Dépérissement du Pin maritime dans le Var ». Etat actuel du problème. *Rev. For. Fr.*, **22**, n° Spécial « La lutte biologique en Forêt », 240-245.
- SCHVESTER D., 1971. *Matsucoccus feytaudi* Duc. et « dépérissement » du pin maritime. « Lutte biologique en Forêt ». Pont-à-Mousson. Nov. 1969, *Zool. Ecol. Anim.*, n° H. S., 139-151.
- SIEWNIAK M., 1969. Über eine Schildlaus des Gattungs *Matsucoccus* als neuer, weitverbreiteter Schadfaktor der sog. « Kiefernsterbens ». *Arch. Forstwes.*, **18** (9-10), 1043.
- TAKETANI A., 1972. Studies on a Margarodid scale, *Matsucoccus matsumurae* (Kuwana) (Hemiptera, Coccoidea). I. ; Bionomics. *Bull. Gouv. For., Exp. Stn. Meguro ; Japan*, **246**, 1-9.
- TURNER N., 1955. *Matsucoccus* scale on red pine (*Pinus resinosa*). *Conn. Woodlands*, 20-58-59.
- VEYRET P., 1961. La destruction du Pin maritime par les xylophages sur la Côte des Maures (Var). Origine, amplitude des dégâts. Essais de traitement, Résultats obtenus. *Ann. Soc. Sci. Nat. Archéol. Toulon et Var*, 131-140.
- WATSON W. Y., UNDERWOOD G. R., REID J., 1960. Notes on *Matsucoccus macrocitrices* Richards (Homoptera, Margarodidae) and its association with *Septobasidium pinicola* Snell in Eastern Canada. *Can. Entomol.*, **92**, 662-667.

Effets biologiques des micro-ondes sur deux insectes *Tenebrio molitor* L. (Col. : *Tenebrionidae*) et *Pieris brassicae* L. (Lep. : *Pieridae*)

F. FLEURAT LESSARD, M. LESBATS *, L. LAVENSEAU *,
H. CANGARDEL, R. MOREAU **, M. LAMY * et P. ANGLADE

Laboratoire de Recherches sur les Insectes des Denrées
Centre de Recherche de Bordeaux, I.N.R.A.,
33140 Pont de la Maye

* Université de Bordeaux I
Laboratoire de Neuro-endocrinologie
E.R.A., C.N.R.S. n° 850
33405 Talence Cedex

** Université de Bordeaux I
Laboratoire de Physiologie Animale : Métabolisme
33405 Talence Cedex

Résumé

L'exposition de stades pré-imaginaux d'insectes aux ondes de haute fréquence et aux micro-ondes à des densités de puissance inférieures au seuil thermique létal peut induire des modifications du métabolisme et des malformations observables chez l'adulte.

Les deux aspects sont abordés sur *Tenebrio molitor* L. et *Pieris brassicae* L. Les effets sur les organes sensibles à la chaleur, gonades et ébauches des appendices, sont observés avec l'étude du potentiel reproducteur et le relevé des principales anomalies du développement chez le Ver de farine. Des examens ultra-microscopiques sont présentés pour situer l'origine des anomalies phénotypiques.

Les variations du métabolisme respiratoire sont étudiées en détail chez la Piéride du chou et leur origine est recherchée dans le cycle de dégradation du glucose, par la technique des éléments marqués, et dans le métabolisme protéique par électrophorèse.

On met en évidence la sensibilité des histoblastes au rayonnement micro-ondes et des effets sur le métabolisme différents des manifestations consécutives à un choc thermique.

Introduction

La désinsectisation des stocks de grains et de denrées alimentaires par les ondes de haute fréquence (H. F., V. H. F.) et les micro-ondes (U. H. F., S. H. F.) est actuellement envisagée pour remplacer les techniques traditionnelles de lutte chimique dans les cas qui ne peuvent être résolus par l'application d'un insecticide ou pour des produits qui nécessitent une haute qualité hygiénique (Anglade *et al.*, 1979). La destruction des insectes au cours des expositions au champ électro-magnétique est consécutive à l'élévation brutale de la température du corps au-dessus du seuil létal (Headlee et Burdette, 1929 ; Frings, 1952 ; Kadoum *et al.*, 1967a). L'énergie transportée

par l'onde se dégrade au sein de la matière et la diffusion thermique interne se produit théoriquement sans inertie. A un niveau de puissance émise qui n'entraîne pas la mort de l'insecte, il est intéressant de rechercher le mode d'action de ce type de rayonnement non ionisant sur l'organisme exposé *in toto*. Dans ces conditions, Kocian (1936) a pu observer des bouleversements respiratoires chez les nymphes du Ver de farine (*Tenebrio molitor* L.) à la suite d'expositions aux ondes de très haute fréquence (V. H. F.), dont l'origine a d'abord été rapportée à des modifications de la composition de l'hémolymphe mises en évidence un peu plus tard chez une blatte (Silhacek, 1960). Par la suite, Kadoum et ses collaborateurs ont étudié les effets de la fréquence de 39 MHz (H. F.) sur les larves de *T. molitor*. Après l'irradiation, ils ont noté une perte de masse liée à une libération d'eau, accompagnée d'une accélération des échanges respiratoires comparable à celle d'individus blessés mécaniquement, avec un retour à la normale au bout d'une semaine (Kadoum *et al.*, 1967c). Des adultes mal formés ont ensuite été obtenus. Dans une forte proportion, ces malformations étaient localisées sur les appendices locomoteurs qui manquaient totalement ou étaient plus ou moins atrophiés (Kadoum *et al.*, 1967b). La poursuite de ces études a démontré la régularité de l'apparition des malformations chez *T. molitor* (Rai *et al.*, 1971). Plus récemment, avec ce même insecte, Liu *et al.* (1975) déterminaient le seuil d'énergie à partir duquel les effets « tératologiques » sont observables chez l'adulte en irradiant la nymphe âgée de 1 à 2 jours. Par ailleurs, la sensibilité des cellules reproductrices a été évaluée après des irradiations d'adultes juste à l'émergence (Rai *et al.*, 1974) et sur un insecte à la physiologie bien connue, la drosophile, en comparaison avec les effets de la température (Pay *et al.*, 1978). Enfin Tchao démontre que l'irradiation de la région céphalique des nymphes de *T. molitor* provoque un arrêt de développement par inactivation de la « brain hormone » qui entraînerait une baisse de la production d'ecdysone par la glande prothoracique (Tchao *et al.*, 1977a ; Tchao, 1979). De plus, le mécanisme de tannage cuticulaire sous contrôle de la « bursicon » est perturbé par irradiation totale ou céphalo-thoracique (Tchao *et al.*, 1977b).

L'utilisation de fréquences différentes et la variété des conditions de traitement (espèces, stades, appareils, etc...) rendent l'interprétation de ces résultats difficile. Mais, les effets observés concernent surtout les organes sensibles aux autres rayonnements électro-magnétiques et à la chaleur. Nous avons donc tenté de comparer, avec des insectes différents, les effets des doses sublétales de micro-ondes de diverses fréquences autorisées pour les applications industrielles, scientifiques et médicales sur le développement et le métabolisme général, pour apporter des éléments de réponse nouveaux au problème des effets des micro-ondes sur les insectes. Nous avons utilisé deux insectes, le Ver de farine (*T. molitor*) à cycle de développement long et hydratation faible (70 à 75 p. 100) et la Piéride du chou (*Pieris brassicae* L.) à cycle court et hydratation forte (75 à 85 p. 100). Des organes-cibles de deux types différents ont été choisis ; d'une part les gonades : l'irradiation réalisée sur une phase de développement correspondant au début de la différenciation du système reproducteur (formation du canal efférent, développement des gonades) peut produire des lésions perturbant les fonctions reproductrices dans leur ensemble. La mesure des aptitudes reproductrices des adultes issus de larves traitées constitue le critère retenu pour juger l'intégrité fonctionnelle du système reproducteur. D'autre part, les ébauches pour lesquelles les réactions aux traitements peuvent se traduire par des anomalies

dans la croissance, dans l'apparition puis le déroulement de la différenciation, entraînant des malformations ou une atrophie des appendices adultes. En effet, trois caractéristiques paraissent *a priori* favorables à l'apparition de telles anomalies :

1) Les cellules des ébauches conservent très tard des caractères de cellules embryonnaires avec de gros noyaux et de très nombreux cycles de division favorables à une sensibilité élevée à toutes radiations.

2) Leur développement s'accompagne de phénomènes complexes classiquement très sensibles à toute agression et en particulier aux radiations ionisantes (Coulon, 1975 ; Cals-Usciat, 1975) : autolyse morphogène, mouvements morphogénétiques, mise en place de nouvelles structures superficielles (cuticule nymphale et imaginale, écailles).

3) Enfin, pour réaliser un phénotype normal, ce type de tissu a besoin d'une ambiance hormonale équilibrée et modulée, dont toute perturbation donne naissance à des aberrations variées. Toute atteinte endocrinienne globale devrait pouvoir se traduire par des anomalies plus ou moins marquées du développement.

I. — Matériel et méthodes

1. — Méthodes d'application des micro-ondes

Les irradiations avec les ondes de haute fréquence, à 27,12 MHz (H. F.), ont été réalisées entre les armatures d'un condensateur-plan, espacées de 52 mm, entre lesquelles est produit un champ électrique continu de 8 000 V/cm. L'énergie était fournie par un générateur à lampe dans un appareil de soudure par pertes diélectriques, modifié pour recevoir deux blocs de polystyrène expansé (type styrofoam) dans lesquels étaient pratiquées des logettes pour maintenir les larves immobiles à égale distance des armatures dans le plan médian. L'axe de la plus grande dimension des larves était perpendiculaire aux lignes du champ électrique. Les irradiations de lots de vingt ou trente larves de *T. molitor* duraient de 1 à 5 min.

À la fréquence de 2 450 MHz (U. H. F.), le générateur (magnétron Thomson-CSF F 1123) était couplé à un irradiateur du type « guide à fentes rayonnantes » pour obtenir la répartition la plus homogène possible du champ électrique sur une grande surface permettant d'irradier jusqu'à quatre-vingts larves simultanément. Les expositions étaient réalisées dans un dispositif comparable au précédent dans un plan situé à 21 cm sous les fentes du guide et à deux niveaux de puissance, 1 et 4 kW, en faisant varier le temps d'exposition de façon à garder des niveaux d'énergie semblables (ex. : $1 \text{ kW} \times 32 \text{ min} = 4 \text{ kW} \times 8 \text{ min}$).

Aux fréquences de 9,96 et 35 GHz (S. H. F.), des irradiations dans une cavité progressive fermée et dans un montage interférométrique de type Perrot-Fabri respectivement, ont permis le traitement de huit larves placées verticalement sur un barillet en polystyrène enfermé dans un vase cylindrique en téflon. La rotation lente du barillet à l'intérieur de la cavité rendait la position des larves aléatoire pendant le traitement. L'amplificateur à tube à progression d'onde (T. P. O.) utilisé pour la première des deux fréquences permettait d'obtenir une puissance maximum d'émission de l'ordre de 3 W et les insectes ont été exposés à des niveaux de 0,2 et 1 W pendant

20 et 4 min respectivement. Le klystron produisant l'émission à la fréquence de 35 GHz a été utilisé à une puissance de 350 mW.

Pour les deux dernières fréquences, le contrôle de la stabilité de fréquence, des accords de phase et le calcul de la répartition des puissances incidente, transmise et réfléchie a été possible par l'installation d'une ligne de mesure adéquate ⁽¹⁾.

2. — Méthodes d'étude

2.1. — Organes cibles.

2.11. — Ebauches.

L'étude ultrastructurale des ébauches alaires est réalisée chez la jeune chrysalide de *P. brassicae* au microscope électronique à transmission (type O. P. L.). Les fragments de parenchyme alaire prélevés, soit avant, soit aussitôt après le décollement cuticulaire, sont fixés dans une solution de glutaraldéhyde à 3 p. 100 dans du tampon phosphate à pH = 7,4 pendant 1 h à basse température. Les tissus sont ensuite rincés dans plusieurs bains du tampon. Après post-fixation à l'acide osmique à 1 p. 100 et déshydratation, les pièces sont incluses à l'épon et coupées à l'ultramicroscope Reichert. Les coupes obtenues sont contrastées à l'acétate d'uranyle et au citrate de plomb (Reynolds, 1963).

2.12. — Malformations.

L'étude des anomalies du développement chez *T. molitor* a été réalisée à partir de larves des deux derniers stades provenant d'un élevage de masse sur blé concassé et rondelles de carottes mené à l'obscurité à 25 °C et 70 p. 100 d'humidité relative. Les larves irradiées sont placées en boîtes individuelles avec une nourriture appropriée et leur développement est suivi jusqu'à l'éclosion. Le sexe est déterminé au début de la nymphose par une première observation. Les adultes ayant émergé sont classés en catégories après examen microscopique détaillé, selon les défauts de développement les plus importants enregistrés, en adoptant la classification de Carpenter et Livstone (1971) légèrement modifiée :

E₁ = élytres absents ou atrophiés bi- ou unilatéralement,

E₂ = appendices céphaliques et/ou thoraciques absents, incomplets ou modifiés,

E₃ = élytres déformés ou vrillés et/ou ailes étalées ou froissées,

E₄ = élytres troués,

E₅ = élytres cloqués totalement ou partiellement.

L'ordre de gravité étant jugé décroissant de E₁ à E₅. A ces catégories viennent s'ajouter celles des insectes qui ne survivent pas à la mue nymphale ou qui meurent pendant la nymphose (Mn) et des adultes normaux apparemment (N). Chez *P. brassicae*, provenant d'un élevage de masse sur des feuilles de choux, l'étude phénotypique des ailes adultes porte sur la nervation des deux paires d'ailes, leur couplage

⁽¹⁾ Technologie du Département d'Etudes et de Recherches en Micro-ondes (DERMO) au Centre d'Etudes et de Recherches de Toulouse (CERT).

et la disparition au début de la vie nymphale du mucron apical caractéristique de l'aile métathoracique.

Les insectes malformés sont examinés ensuite au microscope électronique à balayage (ETEC : « autoscan ») pour l'analyse des anomalies épidermiques ou appendiculaires. Pour ce faire, les échantillons sont métallisés à l'or (enceinte Hummer) ⁽²⁾.

2.13. — *Gonades.*

Deux procédures aboutissant au contrôle de l'activité reproductrice de *T. molitor* ont été utilisées :

— La première consiste en un élevage sur une quantité fixe de milieu nutritif et en conditions géométriques et climatiques constantes pendant une durée de deux mois, de couples dont les deux partenaires ont été irradiés au stade larvaire. Au terme de la période de ponte, leur descendance (larves) est comptabilisée.

— La seconde méthode est fondée sur une division de la période de mise en présence du mâle et de la femelle dont un seul des deux partenaires a été irradié au stade larvaire. Les observations réalisées après deux périodes consécutives de 28 jours (œufs et larves) permettent de suivre l'échelonnement de la ponte et des éclosions à 25 °C.

2.2. — *Métabolisme.*

2.21. — *Métabolisme respiratoire et glucidique.*

Les mesures ont été réalisées au moyen d'un radio-respiromètre fonctionnant selon le principe d'un circuit ouvert et dont les caractéristiques principales sont déjà décrites (Moreau, 1973). La dégradation du glucose marqué 1^{14}C a été suivie par l'étude cinétique, pendant 90 min, du rejet de la radio-activité dans le gaz carbonique du mélange respiratoire. Chaque lot d'insectes (cinq à dix selon le stade, soit 1,5 g de poids vif en moyenne) reçoit la molécule marquée sous forme d'une injection comportant 1 μCi dans un volume de 20 μl réparti sur l'ensemble des individus du lot. Chaque mesure est répétée quatre fois. L'intérêt de la méthode réside dans le fait qu'elle permet de connaître le niveau d'utilisation du cycle des pentoses qui, chez les insectes, représente une voie préférentielle pour la dégradation du glucose, la production de Nadp réduit permettant dans ce cas à l'insecte en développement de subvenir aux nombreuses synthèses.

2.22. — *Protidique.*

Les hémolymphes des Piérides traitées et des témoins sont prélevées de 24 h en 24 h sur les stades suivants : LIV₁, LIV₂ (aux 1^{er} et 2^e jour du quatrième et dernier stade larvaire), PN (prénymph), N₂, N₄, N₈ (aux 2^e, 4^e et 8^e jour de la vie nymphale) et P (papillon). Dès le prélèvement, chaque échantillon sanguin est traité au phényl thiourée pour éviter la mélanisation puis conservé à 30 °C au-dessous de zéro. Les protéines sont ensuite séparées sur gel de polyacrylamide (technique de Davis et Ornstein, 1964).

⁽²⁾ Technologie du Département de Microscopie Electronique. Université de Bx 1.

II. — Résultats. Discussion

1. — Mortalité : exemple de *Tenebrio molitor* (tabl. I)

1.1. — Fréquences de longueur d'onde supérieure à 10 cm (0 à 3 000 MHz)

L'effet léthal enregistré immédiatement après l'exposition aux ondes est, en règle générale, d'autant plus important que la puissance de l'émission est forte. A énergie appliquée égale (puissance $\times$ temps = constante), le taux de mortalité est plus important à forte puissance avec un temps d'irradiation court. Pour la fréquence de

TABLEAU 1

*Taux de mortalité enregistrés chez les larves de Tenebrio molitor
à la suite d'expositions aux ondes de haute fréquence et aux micro-ondes*

Fréquence Applicateur Puissance Surface	Durée de l'exposition en min	Effectif (larve L ou nymphe N)	Mortalité p. 100		
			de zéro à 72 h après traitement	de 72 h à 30 jours	totale à 30 jours
27,12 MHz condensateur 0,8 kW 330 cm ²	2	90 L	0	7,8	7,8
	3	190 —	2,1	7,4	9,5
	4	210 —	5,2	12,4	17,6
	5	120 —	1,7	12,5	14,2
2 450 MHz guide à fentes 1 kW 1 200 cm ²	4	40 L	0	6,25	6,25
	8	40 —	0	3,75	3,75
	32	180 —	2,2	4,4	6,6
	48	200 —	2,5	6,0	8,5
	56	120 —	25,8	4,2	30,0
	64	200 —	24,5	5,5	30,0
2 450 MHz guide à fentes 4 kW 1 200 cm ²	1	40 L	1,25	0	1,25
	2	120 —	1,25	2,5	3,75
	8	120 —	12,5	16,25	28,75
	12	120 —	81,9	5,0	86,9
	16	200 —	100	—	100
9,96 GHz cavité fermée 3 W	1	16 L	0	0	0
	2	16 —	1,15	0	1,15
	5	16 —	100	—	100
	2	16 N	100	—	100
2 W	2	48 N	37,5	62,5	100
1 W	2	48 N	0	2	2
	4	48 N	?	85	85
0,3 W	20	8 L	0	0	0
35 GHz cavité ouverte 350 mW	12	29 L	3,4	0	3,4
	24	30 —	3,3	0	3,3
	60	20 —	15	10	25
	120	29 —	9,5	9,5	19
	240	11 —	9	18	27
	480	7 —	0	14	14

2 450 MHz, avec une puissance incidente de 4 kW, il existe un seuil, situé entre 2 et 8 min d'irradiation, à partir duquel apparaît un taux de mortalité significativement différent de celui des lots témoins. A cette même puissance, la mortalité totale est atteinte en 16 min d'exposition. Par contre, avec une puissance incidente de 1 kW seulement, les durées de séjour des insectes dans le champ électro-magnétique de plus d'une heure (64 min) ne provoquent qu'une mortalité réduite (24,5 p. 100) bien que l'énergie mise en jeu soit identique dans les deux cas.

A faible densité de puissance, l'insecte évacue progressivement la chaleur reçue par diffusion passive et par l'exsudation d'eau signalée déjà par Kadoum (1969). Ce deuxième phénomène n'est pas corrélié avec la mortalité. Il agit effectivement comme une possibilité de régulation de la température puisque certaines larves ayant perdu beaucoup de poids au cours des traitements ont bien survécu par la suite.

1.2. — Fréquences de longueur d'onde inférieure à 10 cm (> 3 GHz).

A 9,96 GHz, le niveau maximum de puissance délivré (3 W) est suffisant pour détruire les larves ou les nymphes de *T. molitor* en 5 et 2 min d'exposition respectivement. La différence de mortalité enregistrée entre les larves et les nymphes peut être attribuée à un meilleur couplage énergétique de celles-ci, observé avec les mesures de puissance. Cette particularité tient à différents facteurs de variation dont d'abord la morphologie mais aussi, l'hydratation tissulaire et la position dans la cavité, surdimensionnée à partir du guide d'ondes et où l'insecte est soumis à une grande variété de modes de propagation de l'onde électro-magnétique.

L'irradiation à 35 GHz est bien supportée par les formes larvaires et on est placé nettement au-dessous du seuil thermique létal : des expositions d'une durée de huit heures ne provoquent pas de mortalité significative.

2. — Action sur la reproduction (tabl. 2)

Le nombre moyen de descendants pour les couples dont les deux partenaires ont été irradiés est généralement faible. La méthode utilisée apporte une variabilité importante due en grande partie au confinement assez sévère imposé à cette souche de *T. molitor* de grande taille (masse moyenne des femelles à 4 jours = 196 mg). Indépendamment de ce facteur limitant la signification, une légère augmentation du potentiel reproducteur est enregistrée en liaison avec des durées croissantes d'exposition, principalement à 2 450 MHz (tabl. 2a). Cette observation pourrait être liée au processus de sélection, opéré dans l'échantillon d'insectes par mortalité au moment du traitement, qui va dans le même sens. Il suffit d'admettre dans ce cas que les individus résistants sont les plus prolifiques. Cette hypothèse est difficile à vérifier dans le cas de *T. molitor*. En admettant qu'il n'en soit rien, on peut aussi supposer que le principal effet des micro-ondes est de stimuler l'activité reproductrice par action indirecte au moment de la formation des gonades par exemple, provoquant une réaction cellulaire favorable qui se manifeste encore chez l'imago.

En améliorant les conditions d'élevage, une observation plus détaillée sur le déroulement de la ponte chez des individus à phénotype normal (tabl. 2b) montre que dans les lots d'expérience comportant des mâles traités accouplés à des femelles témoins, le début de la ponte est retardé comparativement aux couples témoins ou aux séries

TABLEAU 2

*Descendance de couples de Tenebrio molitor issus de larves survivantes
à l'exposition aux ondes H. F. ou aux micro-ondes*

a) Première méthode : ♀ irradiée × ♂ irradié

Fréquence Puissance	Durée exposition min	Effectif couples n	Descendance à 2 mois (larves)	Nombre larves/ couple	Int. conf. au seuil 95 p. 100
2 450 MHz 1 kW	4	15	1 297	86,5	± 24,6
	8	16	1 304	81,5	± 18,3
	32	16	1 117	69,8	± 16,7
2 450 MHz 4 kW	1	27	1 801	66,7	± 10,3
	2	18	1 255	69,7	± 10,5
	8	24	1 695	70,6	± 17,4
	12	11	1 013	92,1	± 35,0
Témoin 1	—	28	2 205	78,75	± 14,6

b) Deuxième méthode : 1 seul partenaire irradié
b₁ = ♀ témoin × ♂ irradié

Fréquence Puissance	Durée exposition min	Effectif couples n	Contrôle à 28 jours		Contrôle à 56 jours	Moyenne/ couple	Int. conf. seuil 95 p. 100
			œufs	larves			
27 MHz 0,8 kW	3	10	260	737	354	135,1	± 41,9
	4	10	279	976	484	173,9	± 48,7
	5	10	206	626	353	118,5	± 45,8
2 450 MHz 1 kW	32	10	281	884	532	169,7	± 56,8
	48	10	171	808	403	138,2	± 58,8
	56	10	307	1 124	694	212,9	± 58,2
	64	10	200	978	494	167,2	± 62,9

b₂ = ♀ irradiée × ♂ témoin

27 MHz	3	10	122	1 073	528	172,3	± 73
	4	10	231	960	500	169,1	± 61,4
	5	10	185	1 013	695	189,3	± 57,6
2 450 MHz	32	10	82	540	270	89,2	± 64,6
	48	10	216	903	569	168,8	± 62
	56	10	205	944	389	153,8	± 61,8
	64	10	164	1 185	718	206,7	± 54,7
Témoin 2	—	20	343	1 785	669	139,85	± 37,15

comportant des femelles traitées et des mâles normaux. Le nombre d'œufs relevé 28 jours après la mise en présence, dans les séries comportant des mâles traités est significativement supérieur à celui des séries avec des femelles traitées (U-test donnant $T_s = 2,688^{**}$). Cette variation est très prononcée dans la série des expositions aux hautes fréquences (27,12 MHz) (U-test donnant $T_s = 2,306^*$). Elle s'efface ensuite au terme des contrôles. On a donc affaire à une baisse temporaire de la capacité reproductrice des mâles suivie d'une récupération. Cette observation peut extérioriser des effets physiologiques de plusieurs ordres au niveau de l'appareil reproducteur :

- a) Un retard de maturité sexuelle des mâles irradiés ou une perturbation du tractus génital suivi de régénération, les deux phénomènes pouvant être liés ;
- b) une diminution de la vigueur sexuelle au début de la vie imaginale.

3. — Anomalies du développement

3.1. — *Pieris brassicae*.

Le phénotype alaire est normal chez les irradiés. En particulier, l'autolyse nymphale du mucron métathoracique s'est toujours réalisée. Or après irradiation gamma de larves de *Ceratitis capitata* Wied. Cals-Usciat (1975) a pu supprimer l'histolyse physiologique de massifs cellulaires larvaires. Ce phénomène particulièrement sensible aux agressions n'a donc pas été perturbé. De même, l'évagination des disques et la mise en place des ptérothèques lors de la mue nymphale (Mandaron, 1976), la croissance différentielle des régions de l'ébauche, les retouches successives de la nervation (Lavenseau, 1976), le métabolisme des pigments ptéridiques chez la chrysalide (Descimon, 1969), processus sensibles à toute variation humorale ou à toute lésion organique, se réalisent normalement.

L'étude ultrastructurale n'a d'ailleurs pas permis de mettre en évidence de différences significatives entre les ébauches des témoins et celles d'animaux irradiés. Seule, une proportion anormalement élevée (80 p. 100 en moyenne) d'ailes inutilisables pour le vol caractérisent ces derniers. De constitution tout à fait normale, ces ailes ne sont pas ou mal exuviées lors de l'émergence de l'adulte qui ne peut les étaler correctement. Ce fait secondaire doit être lié à une faiblesse physiologique des individus traités ou à une mauvaise coordination nerveuse. Sur le plan pratique, un incident ainsi répété constitue un handicap pour la propagation de l'espèce.

3.2. — *Tenebrio molitor*.

3.21. — Description des anomalies.

Outre les anomalies de déroulement de la nymphose (fig. 1), les malformations obtenues concernent principalement les appendices céphaliques ou thoraciques ; on observe :

- des articles fusionnés aux antennes ou aux palpes maxillaires (fig. 7 et 10),
- des antennes réduites à des tronçons plus ou moins longs ou totalement manquantes (fig. 2).

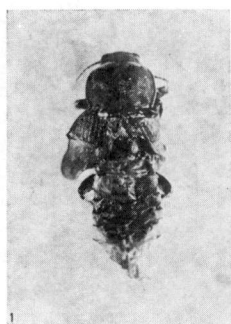


FIG. 1

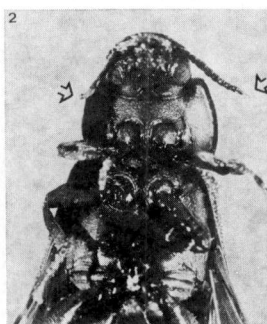


FIG. 2

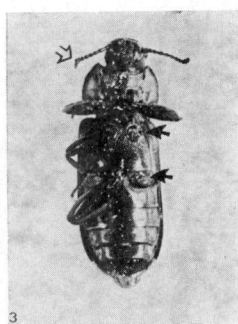


FIG. 3

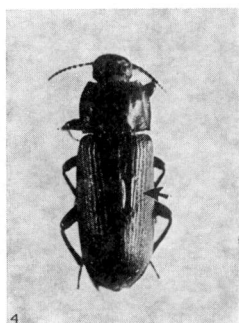


FIG. 4

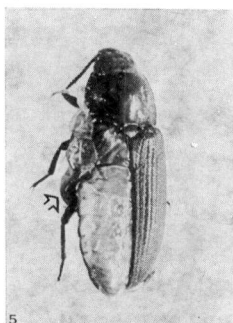


FIG. 5

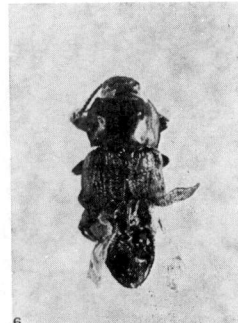


FIG. 6

PLANCHE I

FIG. 1. — Métamorphose incomplète d'une nymphe de *Tenebrio molitor* morte au moment de la mue imaginale après une exposition de la larve à 27,12 MHz (0,8 kW $\times$ 5 min).

FIG. 2. — Articles des antennes de *Tenebrio molitor* amputés bilatéralement et patte II gauche sectionnée au niveau du tibia après exposition à 27,12 MHz (0,8 kW $\times$ 3 min).

FIG. 3. — Pattes gauches II et III amputées au niveau de la coxa. Antenne droite avec articles fusionnés dans la partie distale après exposition à 27,12 MHz (0,8 kW $\times$ 4 min) (voir également fig. 10).

FIG. 4. — Cloque d'hémolymph présente dans l'élytre droit en position médiane (« blister ») après exposition à 2 450 MHz (1 kW $\times$ 32 min).

FIG. 5. — Elytre gauche et aile non dégagés de l'étui cuticulaire nymphal et adhérents à la face inférieure du corps après exposition à 2 450 MHz (4 kW $\times$ 8 min).

FIG. 6. — Elytres mal déployés et en vrille après exposition à 27 MHz (0,8 kW $\times$ 5 min).

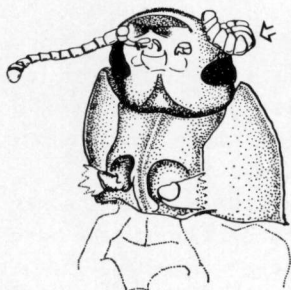


FIG. 7

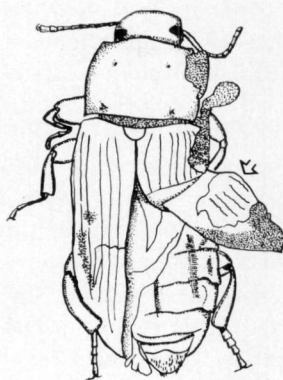


FIG. 8

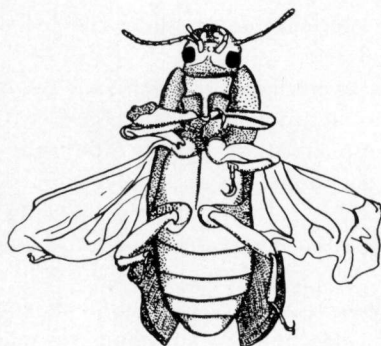


FIG. 9

PLANCHE II

FIG. 7. — *Tenebrio molitor* avec une antenne possédant des articles fusionnés et renflés donnant une forme en crosse après irradiation de la larve à 27,12 MHz (0,8 kW $\times$ 3 min).

FIG. 8. — Elytre avec une inclusion d'hémolymphe dans la partie distale (type « blister »). Fragments de cuticule nymphale adhérents au thorax et à l'élytre droit après exposition à 2 450 MHz (1 kW $\times$ 32 min).

FIG. 9. — Ailes déployées (« spread ») après exposition à 2 450 MHz (1 kW $\times$ 56 min).

— l'absence d'anomalies des mandibules pour l'ensemble des sujets examinés, mais il est très rare que ces appendices aient des mutations naturelles,

— l'absence ou l'amputation des pattes, tous les niveaux d'ablation semblant possibles (fig. 3). Les niveaux méso- et métathoraciques paraissent les plus sensibles.

Pour les autres parties du corps, on a relevé principalement :

— la présence d'ampoules d'hémolymphe sur le prothorax (avec la cuticule parfois non tannée) et dans la partie distale de l'aile et la partie médiane ou proximale de l'élytre (« blister ») (fig. 8). Ces formations peuvent se réduire à des boursouflures de l'élytre remplies d'hémolymphe (fig. 4),

— l'adhérence des ailes et des élytres à la partie ventrale du corps ou même aux pattes (fig. 5) résulte de défauts graves d'exuviation. Quand cette adhérence n'existe pas, les organes du vol peuvent rester emprisonnés dans l'étui cuticulaire nymphal inextensible ou se retrouver mal déployés (fig. 6) ou complètement étalés (« spread ») (fig. 9),

— la présence de taches internes noirâtres sur la face ventrale.

Des combinaisons de plusieurs de ces anomalies du développement peuvent se retrouver chez le même insecte.

L'examen au microscope électronique à balayage des nombreuses malformations montre que les fusions d'articles (antenne tordue, fig. 7 et 10), la réduction du nombre d'articles ou l'absence d'appendices, la présence de trous dans les élytres (fig. 11 à 13) sont des phénomènes qui rappellent ceux obtenus par lésion thermique ou mécanique ou ablation des ébauches correspondantes. Le traitement par les micro-ondes peut donc agir par effet microthermique au niveau de quelques groupes de cellules de ces ébauches.

Par ailleurs, on n'observe jamais de téguments mixtes larvo-nymphaux ou nympho-imaginaux. Aucun déséquilibre hormonal responsable d'une telle réponse de la part du tégument n'est donc à envisager.

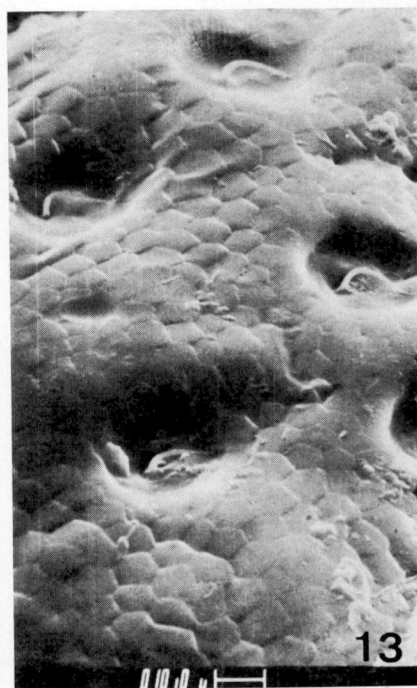
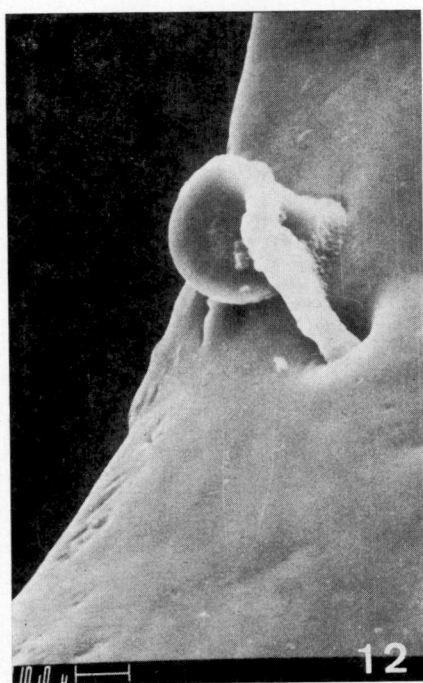
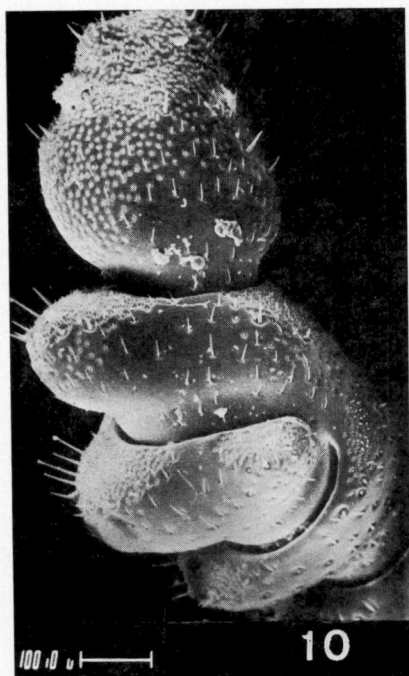
PLANCHE III

FIG. 10. — Articles antennaires fusionnés et article incomplet chez un adulte de *Tenebrio molitor* après exposition de la larve à 27,12 MHz (0,8 kW $\times$ 3 min). Voir également figure 3. Echelle = 100 μ m.

FIG. 11. — Elytre gauche perforé chez un adulte de *Tenebrio molitor* après exposition de la larve à 27,12 MHz (0,8 kW $\times$ 3 min). La cuticule entourant l'orifice n'a pas d'ornementations caractéristiques et ne possède plus que de très rares soies (comparer avec le témoin : fig. 13). Echelle = 100 μ m.

FIG. 12. — Zone plus grossie de l'élytre de la figure 11. Cuticule lisse, soie déformée à implantation atypique. Echelle = 10 μ m.

FIG. 13. — Surface d'élytre chez un adulte témoin de *Tenebrio molitor* montrant la juxtaposition des éléments cuticulaires formant un pavage régulier, l'aspect des soies et leur type normal d'implantation. Echelle = 10 μ m.



3.22. — Conditions d'apparition et fréquence.

Pour l'un des traitements les plus actifs, à la fréquence de 2 450 MHz, deux puissances différentes ont pu être étudiées. Les anomalies apparaissent plus fréquemment dans les traitements effectués à une densité de puissance faible appliquée pendant une longue durée que dans le cas inverse (tabl. 3). Il faut lier le phénomène au processus de dissipation de l'énergie micro-ondes par l'insecte : on peut supposer que les lésions qui sont à l'origine des malformations sont dues à l'élévation de la température avec deux modes d'action possibles :

1) Une différence de chauffage de zones entières du corps de l'insecte déjà signalée par Kadoum *et al.* (1967b) pour la région thoracique.

TABLEAU 3

*Anomalies du développement chez l'adulte de Tenebrio molitor
après l'irradiation des larves du dernier âge par les ondes de haute fréquence et les micro-ondes*

Fréquence émission et puissance	durée d'exposition (min)	type d'anomalie (*)								Fréquence	
		Effectif							Total MN à N	Morta- lité nymph.	Malformés E ₁ à E ₈ p. 100 total
		MN	E ₁	E ₂	E ₃	E ₄	E ₅	N			
27,12 MHz 0,8 kW	2	6	2	—	3	—	1	68	80	7,5	7,5
	3	1	3	10	2	—	1	41	58	1,7	27,6
	4	7	—	17	1	—	—	31	56	12,5	32,1
Témoin 1	—	5	—	—	1	—	—	175	181	2,8	0,6
2 450 MHz 1 kW	4	2	1	—	1	—	1	61	66	3,0	4,5
	8	2	2	—	1	—	5	49	59	3,4	13,6
	32	2	2	1	1	—	21	47	74	2,7	33,8
2 450 MHz 4 kW	1	—	—	—	4	1	2	74	81	0	8,6
	2	1	2	2	2	—	2	68	77	1,3	10,4
	8	6	1	1	1	—	4	41	54	11,1	13,0
Témoin 2	—	—	—	—	—	—	1	95	96	0	1,0
9,96 GHz 3 W 0,3 W	2	—	—	—	—	—	1	85	86	0	1,2
	20	—	—	1	—	—	2	69	72	0	4,2
Témoin 3	—	1	—	—	—	—	—	86	87	1,1	0
35 GHz 0,350 W	12	—	—	1	3	—	—	24	28	0	14,3
	24	—	—	—	—	—	—	29	29	0	0
	60	2	—	—	—	—	—	15	17	11,8	0
	120	2	—	—	—	—	—	25	27	7,4	0
	240	2	—	—	—	—	—	8	10	20	0
	480	1	1	—	—	—	—	5	7	14,3	14,3
Témoin 4	—	17	—	4	4	—	2	58	85	20	11,8

(*) Cf. I. — Matériel et méthodes : 2.1.2. — Malformations.

2) Une persistance d'un niveau critique pour certains massifs cellulaires sensibles à la chaleur comme les histoblastes.

Le facteur principal est certainement le temps de maintien de l'agression physique au seuil « limite de tolérance » pour l'insecte. En conséquence, le réglage des appareils permettant d'obtenir la densité de puissance propice à la production des lésions est très « étroit ». Ceci peut expliquer en grande partie la disparité des effets enregistrés et des fréquences d'anomalies observées. Dans le cas où l'on applique une densité de puissance élevée, ce seuil est franchi rapidement et le pourcentage d'individus détruits est plus important sans que la proportion des anomalies augmente dans la fraction résistante.

Dans cet esprit, les effets des irradiations micro-ondes sur les organes sensibles des insectes devraient être étudiés à un niveau de puissance très voisin du seuil thermique létal et avec des durées d'exposition les plus longues possibles sur des insectes de même âge physiologique, de caractéristiques biologiques peu variables (poids, sexe, etc...) et orientés de façon analogue dans le champ électrique pour éviter l'effet d'antenne.

Un effet de la fréquence de l'émission peut être envisagé après comparaison des types d'anomalies observés respectivement à 27,12 MHz et 2 450 MHz. Pour la première fréquence, les malformations sont localisées généralement sur les organes locomoteurs et sur les antennes (E_2) alors qu'à 2 450 MHz elles portent plus souvent sur les organes de vol (E_5). Nous nous garderons de conclure à un effet spécifique de la fréquence car les systèmes d'irradiation sont différents. De plus, dans des systèmes voisins comme ceux utilisés à 9,96 et 35 GHz, aucune différence notable n'est observée.

Le stade de l'insecte au moment de l'exposition constitue aussi un important facteur de variation (tabl. 4). Les nombreux défauts d'exuviation observés au cours

TABLEAU 4

Anomalies du développement chez l'adulte de Tenebrio molitor après l'irradiation des nymphes de 1 à 2 jours par les micro-ondes

Fréquence émission plus puissance	Durée exposition (min)	Type d'anomalie								Fréquence	
		Effectif							Total MN à N	Morta- lité nymph. p. 100	Malformés E_1 à E_5 p. 100 total
		MN	E_1	E_2	E_3	E_4	E_5	N			
9,96 GHz 1 W	1	3	—	—	5	—	5	48	61	4,9	16,4
	2	6	—	2	15	—	4	101	128	4,7	16,4
	4	57	—	—	13	—	4	7	81	70,4	21,0
2 W	2	7	—	—	—	—	—	—	7	100	—
Témoin 5	—	2	—	2	4	—	8	141	157	1,3	8,9
35 GHz	60	2	—	2	1	—	1	9	15	13,3	26,7
0,350 W	120	3	—	2	1	1	1	8	16	18,75	31,25
Témoin 6	—	2	—	3	1	—	2	17	25	11,8	24,0

de la mue imaginale se manifestent plus fréquemment à partir des nymphes traitées que des larves. Ceci va dans le sens des résultats de Liu *et al.* (1975) qui montrent que pour l'irradiation des nymphes, le niveau d'énergie (produit temps $\times$ puissance) est seul déterminant de la fréquence des effets.

4. — Action sur le métabolisme

4.1. — Métabolisme respiratoire après irradiation à 2 450 MHz.

Chez *T. molitor*, quatre séries de mesures (aux stades LIX, N₁, N₃, N₅) ont été faites après une irradiation à l'avant dernier stade larvaire (LVIII). Au cours de la première mesure (LIX) on observe une dépression de la consommation d'oxygène surtout marquée pour les durées d'exposition les plus longues à faible puissance (1 kW $\times$ 32 mn). Au premier jour de la vie nymphale, la consommation d'oxygène est supérieure à celle des témoins pour ensuite revenir au niveau normal, d'après les mesures effectuées au 3^e et 5^e jours de la vie nymphale (fig. 14).

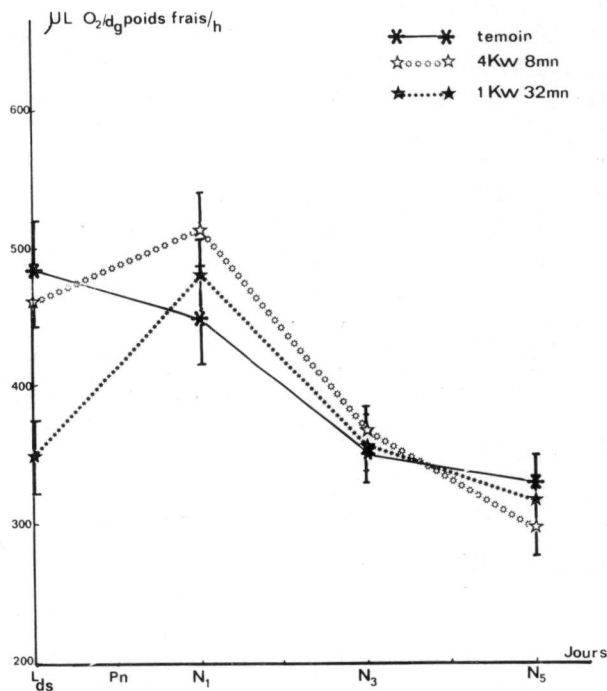


FIG. 14. — Consommation d'oxygène chez *Tenebrio molitor* soumis à l'irradiation d'une onde de 24 50 MHz lors de la dernière phase larvaire (L_{ds}). (Pendant le traitement, les animaux sont placés perpendiculairement au champ électrique).

Une étude sélective de la respiration comparée des mâles et des femelles a été abordée et semble montrer une réactivité différentielle dans les deux sexes (fig. 15).

Chez la Piéride du chou, traitée dans les mêmes conditions au stade larve âgée (LIV), les mesures de la consommation d'oxygène des nymphes semblent montrer

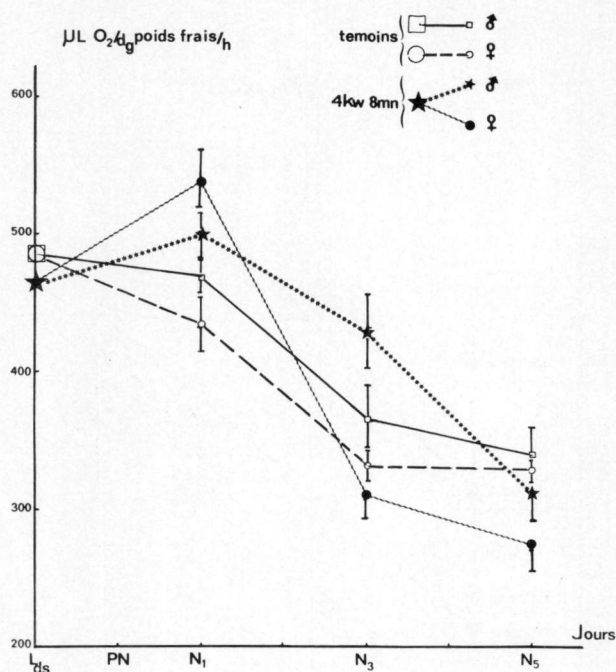


FIG. 15. — Consommation d'oxygène chez *Tenebrio molitor* mâles et femelles, soumis à l'irradiation d'une onde de 2 450 MHz lors de la dernière phase larvaire (L_{ds}).

des résultats parallèles à ceux observés chez *T. molitor* (fig. 16). A 2 jours, soit 5 jours après le traitement, les nymphes ont des consommations d'oxygène comparables pour une même puissance de traitement :

— un groupe traité à 4 kW pendant 1 ou 2 min présente une consommation d'oxygène voisine de une fois et demie celle du lot témoin.

— un groupe traité à la puissance de 2 kW pendant 2 ou 4 min accuse une consommation d'oxygène égale ou supérieure au double de celle du témoin,

— le lot traité à 1 kW pendant 32 min présente une consommation de près de trois fois celle du témoin.

L'action des micro-ondes serait en conséquence liée au temps d'exposition pour la Piéride du chou. A énergie égale, des traitements longs à puissance faible (2 kW $\times$ 2 min) augmentent davantage la consommation d'oxygène que des traitements courts à puissance forte (4 kW $\times$ 1 min). Mais, la densité de puissance appliquée règle le niveau de la consommation d'oxygène. Pour une puissance semblable, des temps d'exposition variables donnent le même effet et pour des puissances différentes, le même temps d'exposition donne un écart de consommation de 50 p. 100 avec des puissances doubles l'une de l'autre (4 kW $\times$ 2 min et 2 kW $\times$ 2 min).

Sur le stade N₉, soit douze jours après le traitement, on observe encore une différence significative entre les lots témoins et traités. Ce résultat indique que l'action des

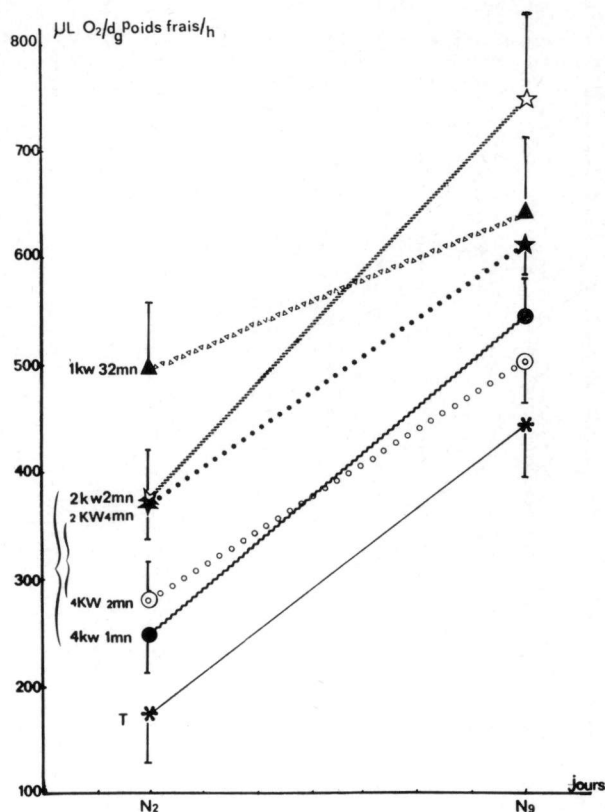


FIG. 16. — Consommation d'oxygène chez *Pieris brassicae* soumis à l'irradiation d'une onde de 2 450 MHz lors du dernier stade larvaire. (Pendant le traitement, les animaux sont placés perpendiculairement au champ électrique).

micro-ondes ne peut pas être assimilé à un choc thermique mais doit correspondre à des modifications métaboliques plus profondes.

La Piéride du chou, du fait de sa forte hydratation et de son cycle vital plus bref donne des résultats plus marqués et constitue un matériel de choix pour approfondir l'étude dynamique des voies métaboliques de la dégradation du glucose et du métabolisme protéique.

4.2. — Voies métaboliques chez *Pieris brassicae* irradié à 9,96 GHz.

En traitant dans les ondes de la bande X, les larves de dernier âge de la Piéride du chou, avec une faible puissance (0,2 W), on constate une inhibition du rejet du CO₂ chez tous les stades ultérieurs (fig. 17). Dans les premières heures qui suivent l'exposition, on observe une augmentation de la dégradation du glucose dans le cycle des pentoses (fig. 18). Ce processus s'inverse passé le second jour et au-delà. La stimulation initiale pourrait être due, par comparaison avec les travaux de Fourche *et al.* (1977), à une élévation thermique induite par le traitement.

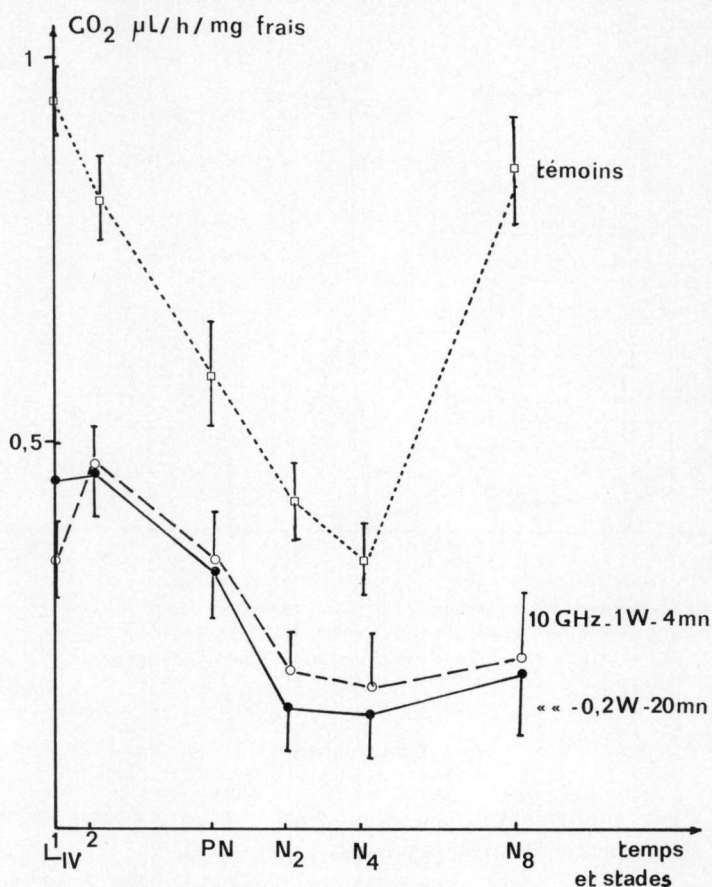


FIG. 17. — Action d'un traitement micro-onde (imposé pendant le dernier stade larvaire) sur le rejet de CO_2 de *Pieris brassicae*.

De plus, on observe à cette même puissance une stimulation de l'utilisation du cycle des pentoses alors que le rejet de CO_2 est diminué globalement. Ces deux observations d'apparence contradictoire s'expliquent si l'on considère que les autres voies de dégradation du glucose sont inhibées (fig. 18).

Avec des expositions à puissance plus élevée (1 W), la diminution du rejet de CO_2 se prolonge à tous les stades. Ceci est en accord avec l'inhibition de l'utilisation du cycle des pentoses à toutes les étapes du développement (fig. 18).

4.3. — Métabolisme protéique.

Aucune modification significative et reproductible des fractions protéiques hémolympmatiques séparées n'a pu être mise en évidence. Cependant, des variations individuelles au niveau des protéinogrammes chez les animaux irradiés sont plus fréquentes que chez les témoins.

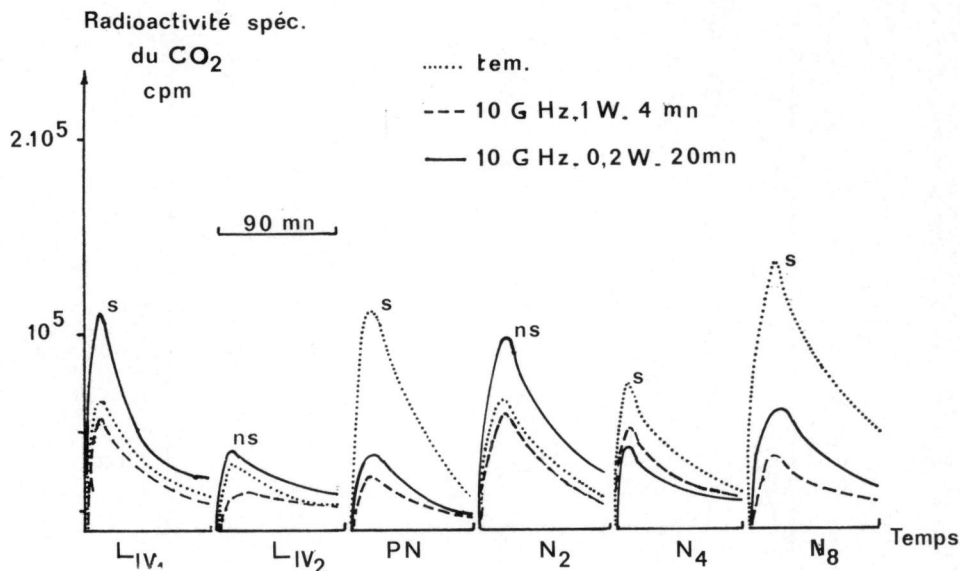


FIG. 18. — Radioactivités spécifiques du $^{14}\text{CO}_2$, comparées (entre témoins et traités) chez *Pieris brassicae*, après une injection de glucose 1^{14}C .

s = différence significative ns = non significatif

Conclusion

De ces études préliminaires menées sur deux insectes biologiquement très différents, nous pouvons retenir les faits suivants :

— Les anomalies d'ordre morphologique observées chez les individus traités sont du type de celles qui apparaissent naturellement dans les élevages de laboratoire, qu'il s'agisse de mauvaise exuviation, d'expansion incomplète des ailes de la Piéride du chou ou de malformations des appendices du Ver de farine. Nous ne trouvons jamais de néo-formations contrairement à Rai *et al.* (1971) qui avaient noté des « appendices fourchus » après irradiation à la fréquence de 39 MHz. Cependant, la fréquence de ces malformations est considérablement augmentée après des expositions aux ondes de hautes fréquences ou aux micro-ondes.

— Sur l'appareil reproducteur et la reproduction en général, les effets sont peu marqués : une légère activation du potentiel reproducteur a cependant été notée chez *T. molitor* sans que l'on puisse lui accorder une réelle signification.

— Des effets rapides ont été enregistrés tant chez *T. molitor* que chez *P. brassicae* sur le métabolisme respiratoire. Ils correspondent à des modifications métaboliques profondes, à savoir une stimulation initiale de l'utilisation du cycle des pentoses suivie d'une dépression métabolique générale dont les causes sont à élucider et qui pourraient être d'ordre neuro-endocrine.

Ces effets ne peuvent pas être assimilés à un simple choc thermique car ils persistent dans le temps d'autant plus longtemps que la densité de puissance appliquée est élevée.

Enfin, quel que soit l'aspect abordé : malformations, métabolisme respiratoire glucidique ou protéique, il est toujours apparu une grande variabilité individuelle chez les animaux d'expérience, comme si l'effet essentiel des micro-ondes était d'exacerber les différences génétiques individuelles, comme le ferait toute agression de nature différente.

Reçu pour publication en août 1979.

Remerciements

Etude réalisée dans le cadre d'une Action Thématique programmée du C.N.R.S. : applications physiques et chimiques de l'électricité ; action des micro-ondes sur les insectes. Décision n° 2489 du 20 août 1976.

Nous sommes redevables envers le professeur L. Thourel directeur du D.E.R. en Micro-ondes du C.E.R. de Toulouse qui a supervisé la technologie micro-ondes et mis les appareils à notre disposition. Nous sommes très reconnaissants à M. Aussudre d'en avoir assuré la préparation et la maintenance pour les manipulations. Nous remercions également Mmes Couranjou et Julien-Laferrière et MM. Le Torc'h et Turtaut pour leur assistance technique.

Summary

Micro-waves biological effects on two insects Tenebrio molitor L. (Col. Tenebrionidae) and Pieris brassicae L. (Lep. Pieridae)

Insect larvae and pupae exposed to high and ultrahigh frequencies, with power densities under the thermal death level, show metabolic modifications and imaginal phenotypic abnormalities. These two aspects are studied on *Tenebrio molitor* L. and *Pieris brassicae* L.

Radiation effects are observed on heat-sensitive test organs such as gonads and imaginal discs, by studying reproduction potentialities and main developmental perturbations in *Tenebrio molitor*.

Scanning electron microscope observations are provided in order to interpretate the origin of abnormal phenotypes. Respiratory metabolism variations are followed in detail on *Pieris brassicae* and their origin researched both in the glucose catabolic pathway using the labelled molecules technique and in the proteic metabolism with electrophoretic studies.

Histoblasts sensitivity to microwaves and effects on the metabolic activity are shown. These effects are different from those observed after a simple thermal shock.

Références bibliographiques

- ANGLADE P., CANGARDEL H., FLEURAT LESSARD F., 1979. Applications des O.E.M. de haute fréquence et des micro-ondes à la désinsectisation des denrées stockées. C. R. XIV Symp. Int. Applicat. énergétiques des micro-ondes. I.M.P.I. Monaco, III, 67-69.
- CARPENTER R. L., LIVSTONE E. M., 1971. Evidence for nonthermal effects of microwave radiation : abnormal development of irradiated insect pupae. I.E.E.E. Trans. Microwave Theory and Techniques, vol. M.T.T. 19, 173-178.
- CALS-USCIATI J., 1975. Les relations hôte-parasite dans le couple d'insectes *Ceratitis capitata* Wiedemann (Diptera, Trypetidae) et *Opius concolor* Szepligeti (Hymenoptera, Braconidae). Thèse Doct. Sci. Nat. Paris, A. O., C.N.R.S. n° 11660.
- COULON M., 1975. Etude des modifications du développement de *Bombyx mori* L. sous l'influence d'une irradiation X à des moments variables de celui-ci. Thèse Doct. Sci. Nat. Lyon.
- DAVIS B. J., 1964. Disc Electrophoresis. II. — Method and application to human serum proteins. Ann. New-York Acad. Sci., 121, 404-427.
- DESCIMON H., 1969. Contribution à l'étude de la pigmentation ptérinique des Pieridae. Thèse Doct. Sci. Nat. Paris.
- FOURCHE J., 1977. Influence de la température sur la respiration des nymphes de *Pieris brassicae*. Bull. Soc. Zool., 102, 277.

- FRINGS H., 1952. Factors determining the effects of radio-frequency electromagnetic fields on insects and materials they infest. *J. Econ. Entomol.*, **45**, 396-408.
- HEADLEE J. J., BURDETTE R. C., 1929. Some facts relative to the effect of high frequency radiowaves on insect activity. *J. New-York Entomol. Soc.*, **37**, 59-64.
- KADOUM A. M., NELSON S. O., STETSON L. E., 1967a. Mortality and internal heating in radiofrequency-treated larvae of *Tenebrio molitor*. *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, **67**, 687-690.
- KADOUM A. M., BALL H. J., NELSON S. O., 1967b. Morphological abnormalities resulting from radiofrequency treatment of larvae of *Tenebrio molitor*. *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, **60**, 889-892.
- KADOUM A. M., BALL H. J., STETSON L. E., 1967c. Metabolism in the yellow mealworm *Tenebrio molitor* (Coleoptera, Tenebrionidae) following exposure to radiofrequency electric field. *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, **60**, 1195-1199.
- KOCIAN V., 1936. Über den Einfluss des Elektrizitätsstromes mit einer Proben Frequenz und Spannung auf die Metamorphose und Sauerstoffverbrauch des Insektenpuppen und Larven. *Zool. Jb. Abt. allg. Zool. Physiol. Tiere*, **56**, 1-6.
- KÜHN A., ENGELHARDT M. Von, 1934. Über die Determination des Symmetricsystems auf den Vorderflügel von *Ephesia Kühniella* Zeller. *Arch. (Wilhelm Roux) Entwickl. Mech. Organ.*, **130**, 660-703.
- LAVENSEAU L., 1976. Etude descriptive et expérimentale du développement post-embryonnaire des ébauches alaires de quelques Lépidoptères. Thèse Doct. Sci. Nat. Bordeaux A.O., C.N.R.S. n° 12858.
- LIU L. M., ROSENBAUM F. S., PICKARD W. F., 1975. The relation of teratogenesis in *Tenebrio molitor* to the incidence of low level microwaves. *I.E.E.E. Trans. on microwave theory and techniques*, **23**, 929-931.
- MANDARON P., 1976. Données récentes sur le développement *in vitro* des disques imaginaires chez les insectes. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **101**, suppl n° 2, 13-22.
- MOREAU R., 1973. Recherches sur quelques aspects des phénomènes physiques, métaboliques et physiologiques qui accompagnent ou conditionnent l'expansion des ailes des Lépidoptères. Thèse Doct. Sci. Nat. Bordeaux I, A.O., C.N.R.S. n° 8458.
- ORNSTEIN L., 1964. Disc electrophoresis. Background and theory. *Ann. New-York Acad. Sci.*, **121**, 321-349.
- PAY T. L., ANDERSEN F. A., JESSUP G. L., 1978. A comparative study of the effects of microwave radiation and conventional heating on the reproductive capacity of *Drosophila melanogaster*. *Rad. Res.*, **76**, 271-282.
- RAI P. S., BALL H. J., NELSON S. O., STETSON L. E., 1971. Morphological changes in adult *Tenebrio molitor* (Coleoptera, Tenebrionidae) resulting from radiofrequency or heat treatment of larvae or pupae. *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, **64**, 1116-1121.
- RAI P. S., BALL H. J., NELSON S. O., STETSON L. E., 1974. Cytopathological effects of radiofrequency electric fields on reproductive tissue of adult *Tenebrio molitor* (Coleoptera : Tenebrionidae). *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, **67**, 687-690.
- REYNOLDS E. S., 1963. The use of lead citrate at high pH as electron opaque stain in electron microscopy. *J. Cell Biol.*, **17**, 208-212.
- SILHACEK D. L., 1960. The influence of a radio-frequency electric field upon the free-amino-acids contained in the hemolymph and ventral nerve cord of precooled American roaches, *Periplaneta americana* L. M. Sc. Thesis Univ. of Nebraska, Lincoln.
- TCHAO Y. H., HUET C., LENOIR-ROUSSEAU J. J., 1977a. Action de l'hyperfréquence sur la métamorphose du Coléoptère *Tenebrio molitor*. *Bull. Soc. Zool.*, **102**, 3, 330.
- TCHAO Y. H., HUET C., LENOIR-ROUSSEAU J. J., 1977b. Effet de l'irradiation hyperfréquence sur le mécanisme de tannage chez *Tenebrio molitor* (Coléoptère). *C. R. Acad. Sci.*, **284**, 1589-1592.
- TCHAO Y. H., 1979. L'effet biologique des micro-ondes et perspectives de leurs applications. *Colloque Micro-ondes*. Lille.

Résistance de deux variétés de *Prunus persica* L. Batsch à *Myzus persicae* Sulz. et à *Myzus varians* Davids. : étude préliminaire des mécanismes de la résistance

G. MASSONIE et P. MAISON

Station de Zoologie,
Centre de recherches de Bordeaux, I.N.R.A.,
Pont de la Maye 33140 Villenave d'Ornon

Résumé

La résistance des variétés de *P. persica*, Rubira et S 2678, à *Myzus persicae* et *M. varians* n'est pas associée à l'influence de substances préexistantes qui migreraient à travers le point de greffe du porte-greffe vers le greffon. Elle repose sur une interaction particulière entre les variétés et les espèces aphidiennes. Les mécanismes responsables de la résistance interviennent dès le début de cette interaction, notamment chez le rameau excisé. La relation entre la résistance et les symptômes : nécroses foliaires, dessèchement et chute des feuilles, provoqués par les piqûres des insectes, demeure à préciser.

I. — Introduction

Les variétés de *P. persica* (L.) Batsch, Rubira et S 2678, présentent un niveau de résistance à *Myzus persicae* Sulz. et *Myzus varians* Davids. tels que toutes les tentatives de contamination artificielle par des *fondatrigeniae apterae* ont échoué. Nous n'avons pu encore vérifier suffisamment leur comportement en verger mais d'après les premières observations, la variété S 2678 n'est pas contaminée par *M. persicae* (Massonie et al., 1979a et b).

Les mécanismes responsables de la résistance ne sont pas connus. Les travaux que nous présentons correspondent à une phase exploratoire destinée à définir le champ des travaux ultérieurs sur l'étude de ces mécanismes.

II. — Matériel et méthodes

2.1. — Matériel végétal

2.11. — Variétés de *P. persica* L. Batsch.

Variétés résistantes.

— S 2678 — *P. persica* de type pleureur, à fleur double de couleur rose, origine Etats-Unis d'Amérique. Arbres et semis.

— Rubira *P. persica* sélectionné à Bordeaux dans une population des pépinières Rancho, Etats-Unis d'Amérique. Arbres et semis.

Variétés sensibles.

— GF 305 — *P. persica*, homozygote, d'origine française. Arbres et semis.

— Jungermann 3197 : *P. persica*, variété du type Pavie. Arbres.

2.12. — A l'automne 1977, les arbres des variétés S 2678 et Rubira ont été surgreffés avec des greffons prélevés sur la variété Jungermann 3197 et des arbres de cette dernière variété ont été surgreffés avec des greffons prélevés sur S 2678 et Rubira. Des plants de pépinière, âgés de 1 an, de la variété GF 305 ont été également greffés avec des greffons de S 2678 et de Rubira.

2.13. — Aux dates indiquées au tableau 2, des rameaux ont été prélevés sur les arbres des variétés Rubira, S 2678 et GF 305. Aussitôt prélevés, ces rameaux ont été placés dans un cristalliseur rempli d'eau.

2.14. — Pendant le printemps 1978, des semis de Rubira et de GF 305 ont été cultivés en pot dans les conditions d'une serre chaude. Les essais concernant l'étude de la relation entre la résistance à *M. persicae* et la réaction nécrotique de Rubira (§ 2.3.1 et 3.4) n'ont été réalisés qu'à partir du 20 août avec des semis qui avaient été rempotés le 4 juillet. Le Pêcher étant autogame et beaucoup de loci homozygotes, les semis sont homogènes, donc utilisables pour cette recherche.

2.2. — Pucerons

Les essais indiqués aux paragraphes 2.3.3 et 2.3.4 ont été réalisés avec des *fondatrigeniae apterae* de *M. persicae* prélevées dans un élevage de masse mis en place à partir de quelques fondatrices, puis maintenu depuis le mois de mars 1978 dans les conditions d'un abri grillagé extérieur sur semis du pêcher GF 305.

Les essais indiqués aux paragraphes 2.3.1 et 2.3.2 concernent l'observation des contaminations naturelles ou la réalisation des contaminations artificielles à partir des lignées de *M. persicae*, *M. varians*, *Hyalopterus amygdali* Blanch., *Brachycaudus prunicola* Kltb., *Brachycaudus persicae* Pass., colonisant différents arbres de la collection variétale de pêchers.

2.3. — Méthodes

2.31. — Examen des symptômes associés à la contamination naturelle ou artificielle, des variétés par différentes espèces de pucerons du Pêcher (tabl. 1).

Cet examen concerne les arbres de l'ensemble des variétés étudiées. L'examen de semis est limité à ceux de S 2678, de Rubira et de GF 305, contaminés par *M. Persicae*.

2.32. — Etude de l'influence du porte-greffe sur le caractère sensible ou résistant du greffon.

Des essais par contamination artificielle ont été réalisés en verger en mai et juin pour *M. persicae*, fin juin et début juillet pour *M. varians*. Des rameaux coupés hébergeant une abondante population d'insectes, ont été attachés sur les greffons surgreffés

et des pousses de l'année du porte-greffe. Nous avons suivi l'évolution des populations de l'insecte et la réaction du végétal.

TABLEAU 1

Réaction des arbres des variétés de *Prunus persica* (L.) Batsch a des pucerons du pêcher

	Rubira	S. 2678	GF 305 et Jungermann 3197
<i>Myzus persicae</i>	1 *, (2), (3)	0,1	N
<i>Myzus varians</i>	1, (2), (3)	1, 2, 3	N
<i>Hyalopterus amygdali</i>	N	N	N
<i>Brachycaudus prunicola</i>	N	N	N
<i>Brachycaudus persicae</i>	N	N	N

0 = pas de réaction visible du feuillage.

1 = nécroses localisées, essentiellement au niveau du pétiole et de la nervure principale des feuilles.

1 * = nécroses localisées, essentiellement au niveau des nervures secondaires des feuilles.

2 = dessèchement des feuilles apicales, peu fréquent si entre parenthèses.

3 = chute des feuilles sub-apicales, peu fréquent si entre parenthèses.

N = la réaction du feuillage est celle décrite pour les variétés sensibles (A. C. T. A., 1974).

2.33. — Etude de la résistance des rameaux excisés à *M. persicae* (tabl. 2).

Les tests concernent l'extrémité apicale, les 30 derniers cm, de rameaux feuillés. Leur tige baigne dans l'eau d'un bêcher et ils sont disposés sur une table de laboratoire. Ces rameaux ne se touchent pas mais leur proximité immédiate favorise les déplacements des pucerons d'un rameau à l'autre. Suivant les essais, chaque rameau a été contaminé par cinq à dix *fondatrigenia apterae* et le nombre de répétitions varie de cinq à dix. La contamination suit immédiatement le prélèvement des rameaux. Seize ou 40 h après la contamination initiale, nous avons noté le nombre de pucerons présents sur chaque rameau.

TABLEAU 2

Résistance des rameaux excisés à *Myzus persicae*

Date des essais	Rubira	S 2678	GF 305
Première semaine de septembre 1977	(^a) (^b)	18/56 7/56	70/95 (*) 63/95
30 mai au 1 ^{er} juin 1978	(^b) 24/50	16/50	56/50
6 au 7 juin 1978	(^a) 21/50 (^b) 11/50	22/50 10/50	30/50 46/50

(^a) Observation 16 h après la contamination initiale.

(^b) Observation 40 h après la contamination initiale.

(*) Dénominateur : effectif initial de *fondatrigenia apterae*.
Numérateur : effectif lors du dénombrement considéré.

2.34. — Etude de la relation entre la résistance à *M. persicae* et la réaction nécrotique des semis de *Rubira* (tabl. 3).

Quatre heures après avoir été contaminés par des *fondatrigenica apterae*, certains semis de *Rubira* ont été débarrassés de leur pucerons. Nous avons observé le comportement des pucerons laissés sur les autres semis et, pour l'ensemble des semis, noté l'apparition des nécroses foliaires.

TABLEAU 3

Etude de la relation entre la résistance à *M. persicae*
et la réaction nécrotique des semis de *Rubira*

Délai d'observation depuis la contamination (en h)	Numéros de référence des semis (1 à 10)										
	Pucerons retirés après 4 h					Pucerons laissés sur les semis					
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
4	(*)	7	7	5	5	5	9	10	6	9	10
	(**)	5	10	7	11	1	18	9	5	10	10
24							1	5	1	1	4
							28	7	3	14	18
48							2	2	0	0	2
							18	7	3	12	11
96							0	0	0	0	0
							0	0	0	0	0
144	Sur toutes les plantes, nécroses peu visibles.										
172	Sur toutes les plantes, nécroses bien visibles.										

(*) Première ligne : nombre de *fondatrigeniae apterae*.

(**) Deuxième ligne : nombre de larves issues des *fondatrigeniae*.

III. — Résultats

3.1. — Examen des symptômes associés à la contamination, naturelle ou artificielle, des variétés par diverses espèces de pucerons du Pêcher (tabl. 1)

Les variétés étudiées sont sensibles à *B. persicae*, *B. prunicola*, *H. amygdali* et des colonies naturelles des deux premières espèces ont été observées. La réaction des variétés est semblable à celle décrite par ailleurs pour d'autres variétés sensibles (A.C.T.A., 1974).

La résistance de S 2678 et *Rubira* à *M. persicae* et *M. varians* est associée à des symptômes d'intensité variable. Les semis des deux variétés réagissent à *M. persicae* par des nécroses localisées au point de piqûre, des dessèchements de feuilles et d'extrémités apicales, des chutes de feuilles sub-apicales. La réaction des arbres à cet insecte est demeurée limitée dans le cas de S 2678 aux nécroses localisées au point de piqûre, et

les nécroses étaient peu visibles. Par contre, chez Rubira, les nécroses localisées au point de piqûre étaient très visibles et des dessèchements et chutes de feuilles ont été observés. La réaction des arbres à *M. varians* est particulièrement importante chez S 2678 : nécroses localisées au point de piqûres, dessèchement de feuilles et d'extrémités apicales mais surtout chute de nombreuses feuilles. Chez Rubira, elle demeure souvent limitée aux nécroses localisées au point de piqûre.

Les variations apparaissant dans l'expression des symptômes associés aux piqûres de *M. persicae* et *M. varians* restent à préciser, notamment en fonction du développement et de la phénologie des variétés résistantes, des conditions de l'environnement et de l'effectif des pucerons.

Les particularités des symptômes associés à la contamination des variétés par différentes espèces de pucerons du Pêcher soulignent la spécificité de l'interaction existant entre les espèces aphidiennes et les cultivars de *Prunus persicae*.

3.2. — Etude de l'influence du porte-greffe sur le caractère sensible ou résistant du greffon à *M. Persicae* et à *M. Varians*

D'après nos essais, le porte-greffe ne modifie pas le caractère sensible ou résistant du greffon. Le greffon sensible greffé sur le porte-greffe résistant réagit de la même manière que le porte-greffe sensible. Les délais d'élimination des pucerons et l'évolution des symptômes associés à la résistance sont identiques dans le cas des greffons résistants greffés sur les porte-greffes sensibles et des porte-greffes résistants (Massonie et al., 1979b).

3.3. — Etude de la résistance des rameaux excisés à *M. Persicae* (tabl. 2)

Les pucerons quittent plus rapidement et en plus grand nombre les rameaux excisés des variétés résistantes que ceux de la variété sensible. La résistance se maintient donc au moins dans les 40 h qui suivent l'excision et elle intervient sans manifestation visible d'une réaction nécrotique des tissus piqués par l'insecte.

3.4. — Etude de la relation entre la résistance à *M. Persicae* et la réaction nécrotique des semis de Rubira (tabl. 3)

L'effectif des pucerons adultes déposés sur les semis a régressé rapidement dans les 24 h suivant l'installation initiale. Les larves demeurent plus longtemps et leur cadavre est parfois observé. Les nécroses localisées aux points de piqûre ne sont apparues que 144 h après la contamination initiale, mais elles n'étaient bien visibles que 172 h après. Tous les semis, y compris ceux qui n'ont hébergé des pucerons que pendant 4 h, ont présenté des nécroses.

IV. — Discussion et conclusions

Le maintien du caractère sensible ou résistant du greffon, greffé sur un porte-greffe feuillé de caractère opposé, permet de conclure que la résistance ou la sensibilité sont des caractères uniquement contrôlés par le génotype du greffon et d'éliminer

l'hypothèse considérant que la résistance ou la sensibilité sont associées à des facteurs qui seraient transférés à travers le point de greffe, du porte-greffe vers le greffon.

La persistance de la résistance, notamment pendant la période comprise entre 16 et 40 h après l'excision, indique que la résistance intervient indépendamment des modifications associées à l'excision des tissus végétaux, et généralement considérées comme favorables aux pucerons, par exemple l'augmentation de la concentration en acides aminés libres (Kennedy, 1974). Les rameaux feuillés d'autres espèces végétales résistantes à différentes espèces de pucerons demeurent également résistants dans les premiers jours qui suivent leur excision (Kennedy, 1974 ; Parker, 1976).

L'interaction plante-insecte met rapidement en œuvre les processus qui amènent la réaction nécrotique associée à la résistance de Rubira, puisque les nécroses sont induites par un séjour de *M. persicae* limité à 4 h. Notons que dans le cadre de cette expérimentation :

- les pucerons adultes quittent la plante plus rapidement que lors d'essais comparables effectués au printemps.

- la réaction nécrotique apparaît plus tardivement (Massonie *et al.*, 1979a), peut-être parce que les pucerons sont partis plus rapidement. Cette hypothèse pourrait expliquer pourquoi la résistance de la variété S 2678 à *M. persicae* n'est pas associée à une réaction nécrotique visible (tabl. 1).

Le départ des pucerons est la conséquence d'une interaction particulière entre la variété résistante et l'espèce aphidienne (tabl. 1). Si l'on admet que la résistance n'est pas une conséquence mécanique de la réaction nécrotique, aboutissant à priver l'insecte de nourriture, puisqu'elle intervient souvent avant que la réaction nécrotique ne soit visible (Massonie *et al.*, 1979a et b), son origine doit être recherchée parmi les produits chimiques libérés lors de la phase initiale de l'interaction plante-insecte. Ces produits agiraient sur le comportement et, ou, la physiologie de l'insecte. Un champ de recherches très vaste est ainsi ouvert car de nombreux produits pourraient intervenir, en particulier les substances phénoliques (Massonie, 1978), associées aux réactions nécrotiques des végétaux (Suzuki, 1965). L'étude comparative des comportements d'alimentation et de la composition enzymatique de la salive des espèces, ou lignées, aphidiennes suivant leur aptitude à coloniser ou non les variétés de *P. persica*, devrait permettre de restreindre ce champ de recherches.

Reçu pour publication en août 1979.

Summary

Preliminary results on the study of the resistance of *Prunus persica* L. (Batsch) varieties to *Myzus persicae* Sulz. and *Myzus varians* Davids.

The resistance of two varieties of *P. persica* to *Myzus persicae* and *Myzus varians* was investigated. Neither resistance nor susceptibility was translocated across a graft union. Resistance was retained by excised shoots. Resistance appears quickly and is associated with a close relation between varieties and aphid species. This relation may be linked with necrosis of the plant tissues.

Références bibliographiques

- A.C.T.A., 1974. *Lutte intégrée*. Pêcher, contrôles périodiques en vergers A.C.T.A., 149, rue de Bercy, 75579 Paris Cedex 12.
- KENNEDY G., 1974. *Resistance in redraspberry to the aphid* *Amphorophora agathonica* Hottes. A Thesis, Cornell Univ. Ph. D. Entomology.
- MASSONIE G., 1978. *Contribution, par élevages sur milieux synthétiques, à l'étude de l'influence de l'alimentation sur la biologie de Myzus persicae Sulz.* Thèse de 3^e cycle. Univ. de Bordeaux I.
- MASSONIE G., MAISON P. MONET R., GRASSELLY C., 1979. *Mise en évidence de caractères de résistance au puceron vert du pêcher Myzus persicae Sulz. chez Prunus persica (L) Batsch et d'autres Prunus (à paraître).*
- MASSONIE G., MAISON P., MONET R., GRASSELLY Ch., 1979. *Mise en évidence de caractères de résistance à Myzus varians Davids. chez deux variétés de Prunus persica (L) Batsch, également résistantes à Myzus persicae Sulz (à paraître).*
- PARKER J. H., 1977. Screening for resistance to Rubus and Ribes aphids. Breeding for resistance to insects and mites. OILB/SROP, 75-77.
- SUZUKI N., 1965. Histochemistry of foliage diseases. Ann. Rev. Phytopathol. 3, 265-286.
-

**Évolution d'une population de la cochenille rouge du poirier
Epidiaspis leperii Sign. (Homoptera, Diaspidoidea)
dans un verger de mirabelliers en Alsace.
Sa répercussion sur le rendement du verger**

P. BLAISINGER

avec la collaboration technique de MM. J. C. KIENLEN et A. STALTER

Station de Zoologie, I.N.R.A.,
Centre de Recherches de Colmar, 68021 Colmar.

Résumé

L'apparition d'une population de la cochenille rouge du poirier *Epidiaspis leperii* Sign. et son installation dans un verger de mirabelliers est rapportée.

L'application d'un traitement annuel unique à base d'huiles jaunes permet le maintien de la cochenille à un faible niveau.

La répercussion de l'activité de l'insecte sur le rendement en fruits est suivie. Au cours de 9 années d'observations aucune différence significative n'apparaît entre témoins et traités.

Etant donné la multiplicité des facteurs en cause, il est toujours difficile d'appréhender l'incidence d'un ravageur sur le rendement d'une culture pérenne. Chiffrer les dégâts est encore plus délicat lorsque le ravageur ne déprécie pas directement le fruit, mais agit par prélèvement de sève et exerce donc une action d'affaiblissement sur le végétal. Tel est le cas pour la cochenille *Epidiaspis leperii* dont nous avons suivi l'installation, puis la multiplication, dans un petit verger de mirabelliers (14 a) à Ribeauvillé (Haut-Rhin).

Planté en 1958 en plein vent, le verger entre en production à partir de 1965. La faune hivernante est recensée sur l'ensemble du verger dès 1962 et, à partir de l'hiver 1967-1968, chacun des arbres fait l'objet d'une prise d'échantillons selon la méthode de Bachmann et Vogel (1955) soit 2 m de rameaux par arbre. Ainsi nous constatons la présence des premières femelles de *E. leperii* dès l'hiver 1967-1968. L'espèce est monovoltine. Les œufs sont déposés en été, le stade larvaire se termine au début de l'automne et dès la fin de cette saison la population se compose exclusivement de jeunes femelles (Geier, 1949). Pendant toute la période considérée — de 1967 à 1978 — l'estimation du niveau de population est réalisée sur le même stade, les femelles hivernantes. On enregistre donc à chaque relevé l'image de chaque génération.

Evolution du niveau de population de la cochenille

Au cours de chaque campagne de végétation, de nombreux relevés (frappage et contrôle visuel) sont effectués sur cette parcelle en vue de déterminer les niveaux de population des différents composants de la faune (O.I.L.B., 1969). Du fait de cette surveillance, seuls quatre traitements insecticides se sont avérés indispensables en végétation au cours des 11 années d'observations : un traitement à base de parathion début juillet 1968 contre le puceron du houblon, trois traitements à base de phosalone contre l'hoplocampe des prunes appliqués courant mai en 1970 et en 1971, puis en 1978.

La figure 1 illustre l'évolution de la population de *E. leperii*. Les segments représentent, pour chaque relevé annuel, la moyenne et les valeurs extrêmes recensées sur cinq arbres n'ayant reçu que les traitements insecticides indiqués plus haut.

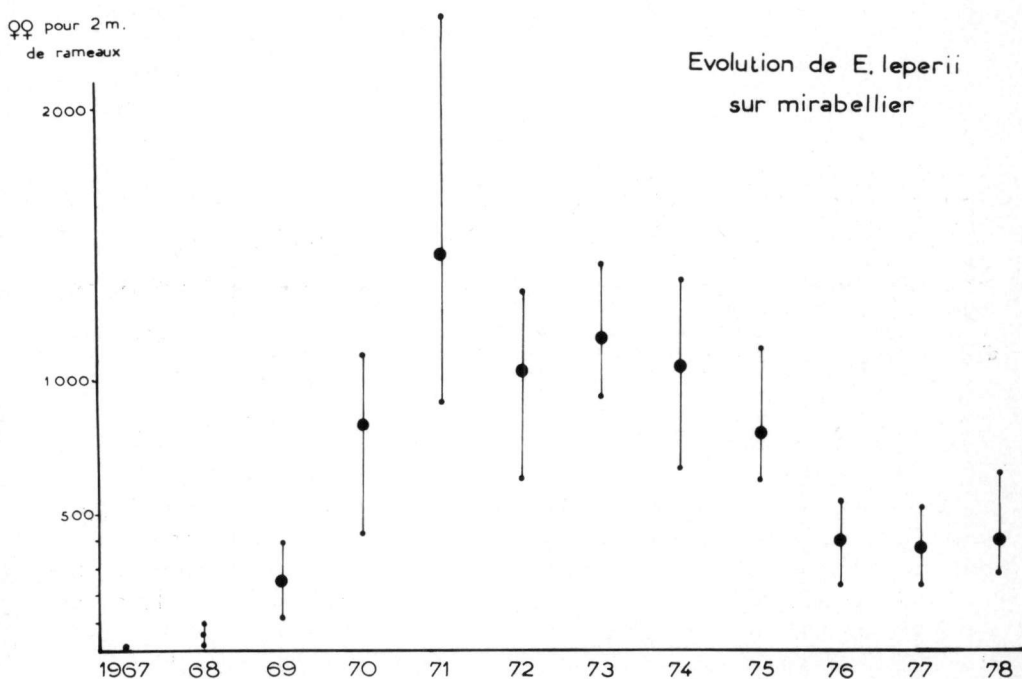


FIG. 1. — Installation et pullulation de *E. leperii* dans un verger de mirabelliers-Ribeauvillé.

La cochenille apparaît pour la première fois sur trois échantillons de l'hiver 1967-1968. On relève en tout quatre femelles. Au relevé suivant (hiver 1968-1969) la population moyenne des échantillons des cinq arbres s'élève à quarante-cinq femelles puis à deux cent cinquante-cinq l'hiver suivant (1969-1970), à huit cent trente-sept en 1970-1971 pour culminer à un chiffre moyen de mille quatre cent soixante-dix femelles en 1971-1972. Par la suite le niveau de population s'infléchit pour se stabiliser au cours des 3 dernières années (1976-1978) à trois cent cinquante-quatre femelles par échantillon.

Il a été tiré parti de cette pullulation pour mettre en place un essai destiné à quantifier l'action de la cochenille sur le rendement des mirabelliers et aussi d'établir un seuil de tolérance.

Recherches sur la nuisibilité de *E. leperii*

Cinq couples d'arbres ont été choisis en plus des cinq arbres témoins déjà mentionnés, la moitié d'entre eux reçoit en fin d'hiver un traitement à base d'huiles jaunes (72 p. 100 d'huile de pétrole, 5 p. 100 de DNOC) à la dose de 150 g de DNOC/hl, l'autre moitié est traitée avec la même spécialité mais à la dose de 75 g de DNOC/hl. La pression de pulvérisation est de 15 bars. Le produit est apporté sur les couronnes jusqu'à ruissellement, après ressuyage une deuxième application est réalisée (Chaboussou et Ramadier, 1952).

A chaque récolte on procède à la pesée des fruits de chaque arbre. Cet essai s'étend sur 9 années (1970-1978) au cours desquelles six bonnes récoltes ont été enregistrées : en 1972 et en 1975 la mise à fruit est très faible et en 1977 les fleurs sont anéanties par le gel.

La figure 2 représente l'évolution de la densité de *E. leperii* au cours des 9 années. L'évolution des populations de la cochenille sur les arbres traités est similaire dans son allure à celle observée dans les témoins, mais le niveau de population est très nettement plus faible. Au départ de l'essai la densité de la cochenille était du même ordre de grandeur (environ deux cents-deux cent cinquante femelles/2 m de rameaux) pour l'ensemble des arbres retenus.

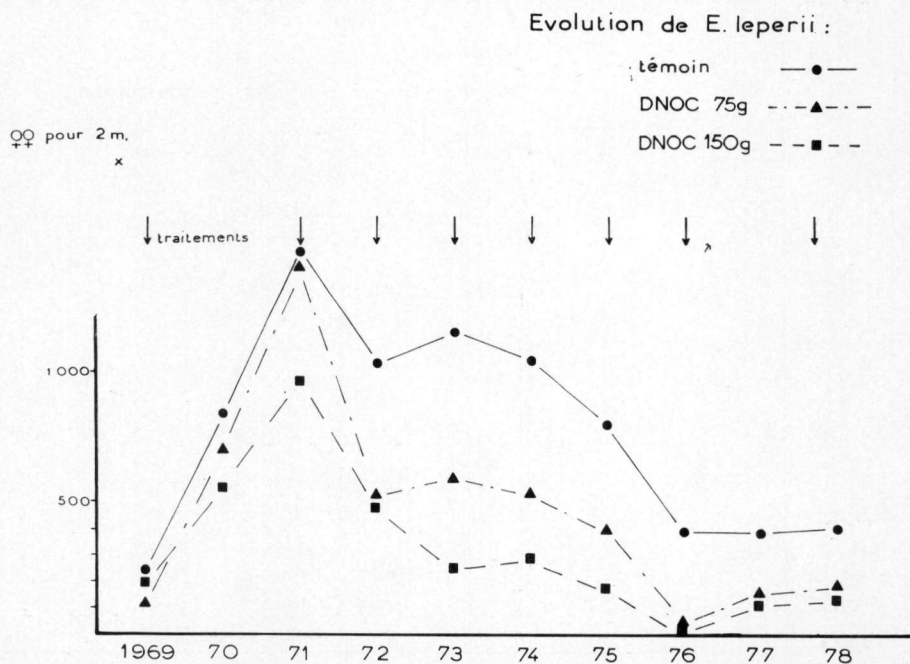


FIG. 2. — Influence sur les niveaux de population de *E. leperii* de traitements au DNOC répétés pendant plusieurs années. Les traitements sont appliqués sur la génération mère, leur action se mesure d'après le niveau de population de la génération fille.

L'action du traitement de 1969 sur la cochenille alors en pleine phase de multiplication est à peine marquée (population de 1970) pour la dose faible (75 g DNOC/hl), alors que l'application de la dose forte (150 g DNOC/hl) entraîne une réduction sensible de la densité de population par rapport au témoin. Aucun traitement coccicide n'est appliqué en 1970, la vitesse de multiplication de la cochenille dans la parcelle traitée précédemment à dose faible est identique à celle observée dans le témoin. En parcelle traitée à dose forte le niveau de population est nettement moins élevé (population de 1971). Le traitement appliqué en 1971 en fin d'hiver sur ces populations les ramène à un niveau moyen de cinq cents femelles/2 m de rameaux, tant pour la dose faible que pour la dose forte (population de 1972).

Les traitements suivants (1972-1973-1974-1975) maintiennent les niveaux de population sur les arbres traités à 150 g DNOC/hl à une densité moyenne proche de deux cents femelles/2 m de rameaux. Après la culmination, les populations des arbres traités à 75 g DNOC/hl se situent à un niveau intermédiaire entre celles des arbres traités à la dose forte et celles du témoin. Pendant la même période les densités de population en témoin décroissent également mais se situent à un niveau nettement plus élevé (mille femelles/2 m de rameaux).

A partir de 1976 les niveaux de population sont du même ordre en parcelles traitées à dose forte ainsi qu'en parcelles traitées à dose faible (deux cents femelles/2 m de rameaux). En témoin, la densité de population se stabilise vers quatre cents femelles/2 m de rameaux.

Les rendements moyens des arbres supportant cet essai sont représentés par la figure 3, leur niveau est relativement variable d'une année à l'autre. Une chute spec-

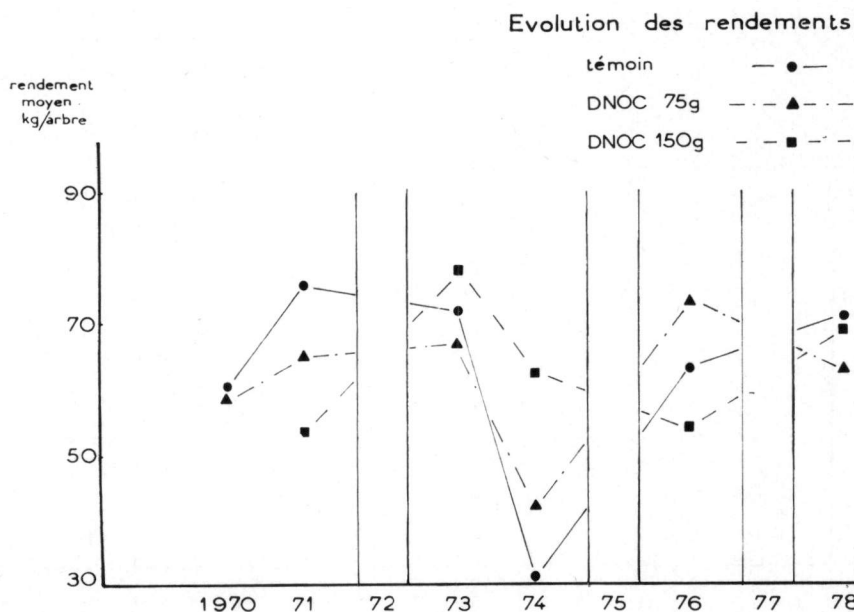


FIG. 3. — Evolution des rendements en fruits. Le verger ne produit aucune récolte en 1972, 1975 et 1977.

taculaire de la récolte en parcelle témoin, ainsi qu'en parcelle DNOC 75 g/hl, intervient en 1974, elle ne se reproduira plus au cours des années suivantes. C'est d'ailleurs la seule année où se manifestent des différences significatives entre traitements.

Discussion

La méthode d'échantillonnage

La technique de recensement hivernal utilisée est celle développée par Bachmann et Vogel, technique recommandée par la suite par le groupe de travail O.I.L.B. « Lutte intégrée en vergers ». Elle implique le dépouillement d'un échantillon standard de 2 m linéaires de bois de 2 à 4 ans se composant de dix rameaux de 20 cm de long ainsi que celui des départs latéraux, raccourcis à 5 cm, qui s'y rattachent. Nous pensons que cette méthode développée pour caractériser 1 ha de verger au moyen de trois prélèvements convient parfaitement pour définir le niveau de population d'un arbre. Dans ce même numéro Benassy et Bianchi (La cochenille rouge du poirier, *Epidiaspis leperii* Sign. (Homoptera, Coccoidea) ravageur en France du Prunier), développent une méthode d'échantillonnage basée exclusivement sur le recensement des populations présentes sur le bois de 3 ans. En 1979, nous avons comparé l'ensemble des populations de l'échantillonnage à celles fixées sur le bois de 3 ans. Pour une même unité de mesure l'écart est voisin de 9 p. 100. Nos précédents relevés sont donc comparables.

La réaction du mirabellier

A partir de 1972 la densité de population des témoins chute régulièrement pour se stabiliser 5 ans plus tard à un niveau nettement plus bas. Ce phénomène est réel mais se trouve accentué par un gauchissement de l'échantillonnage. En effet, l'affaiblissement des arbres dû à la forte densité de population a permis l'installation de ravageurs de faiblesse tels le scolyte (*Scolytus rugulosus*) et le xylébore (*Anisandrus dispar*). De ce fait, dans les parcelles témoins, de nombreuses branches fruitières, souvent des charpentières entières, ont été perdues. Alors que nous nous attendions à la perte totale de ces arbres, ceux-ci ont réagi par de nouvelles pousses et de nouvelles couronnes ont pu être formées. La colonisation par la cochenille de ces jeunes organes, seuls rameaux à présent disponibles pour l'échantillonnage, paraît relativement lente par rapport à la faculté de régénération du mirabellier.

Les traitements

L'action limitante d'un seul traitement d'hiver sur une génération de *E. leperii* est certaine, elle permet de maintenir la cochenille à un niveau suffisamment bas (deux cents femelles hivernantes pour 2 m). Dans ces conditions, l'arbre conserve une bonne vitalité, aucun dégât n'est visible (p. ex. méplats sur charpentières, dessèchement de branches). De même le traitement aux huiles jaunes, même à dose élevée, répété pendant plusieurs hivers consécutifs, n'entrave pas le développement des mirabelliers. Les applications d'hiver n'entraînent pas de multiplication défavorable de la faune du verger : la faune auxiliaire de cette parcelle est de loin la plus diversifiée parmi celles que nous observons dans des vergers similaires.

Répercussion sur la récolte

Les écarts de rendement en fruits dans les différentes parcelles sont assez variables d'une année à l'autre ; ces variations ne vont pas toujours dans le même sens. En 1973 et surtout en 1974 les arbres hébergeant la population la plus faible produisent la plus forte récolte. C'est sans doute là la manifestation la plus marquée de l'action de la cochenille en parcelle témoin et, partiellement aussi, dans les parcelles traitées à 75 g DNOC/hl. Par la suite les écarts s'amenuisent pour finalement disparaître en 1978. La production moyenne par arbre et par traitement pour un total de 6 récoltes s'établit comme suit : témoin 62,2 kg, traitement 75 g DNOC : 61,7 kg, traitement 150 g DNOC : 63,4 kg. Il faut donc admettre au moins pour la période considérée et dans ce cas précis que *E. leperii* n'exerce pas d'action dépressive chiffrable sur la production du verger.

En faisant le bilan de cette expérimentation, il apparaît qu'après une phase de pullulation intense le niveau de population de *E. leperii* se stabilise à un niveau supportable pour le mirabellier conduit en plein vent. Les dégâts directs dus à l'action de la cochenille ainsi que ceux induits par elle (ravageurs secondaires) n'affectent pas le rendement en fruits au cours de la période de 9 ans considérée. Ces résultats portent à croire, tout au moins dans le cas présent, que le seuil de tolérance économique peut être fixé à cinq cents-sept cents femelles hivernantes pour 2 m de rameaux de 3 ans. Cette expérimentation sera poursuivie, d'une part pour connaître le devenir de cette colonisation du verger par la cochenille, d'autre part pour apprécier une éventuelle action de l'insecte sur la longévité de la culture.

Reçu pour publication en août 1979.

Summary

Development of an italian pear scale population, Epidiaspis leperii Sign.
(Homoptera, Diaspidioidea), in a mirabelle orchard, its influence on yield

Appearance and evolution of an Italian red scale population in a mirabelle orchard in Alsace are reported. Control of this population can be reached with DNOC treatment applied only once each year.

The influence of scale activity on yield is studied ; within nine years no significant differences between treatment and check appeared.

Références bibliographiques

- BACHMANN F., VOGEL W., 1955. Die Astprobenuntersuchung als Prognosemethode für das Auftreten wichtiger Schädlinge im Obstbau. *Mitteilungen der Eidg. Versuchsanstalt für Obst-Wein-und Gartenbau in Wädenswil*, Flugschrift n° 57.
- BIANCHI H., BENASSY C., 1979. La cochenille rouge du Poirier, *Epidiaspis leperii*, Sign. (Homoptera, Coccoidea) ravageur en France du prunier. *Ann. Zool. Ecol. anim.*, **11** (3).
- CHABOUSSOU F., RAMADIER P., 1952. Sur l'efficacité comparée de différents types d'huiles minérales employées en traitement d'hiver contre la Cochenille rouge du Poirier (*Epidiaspis leperii* Sign.). *III. Congrès International de Phytopharmacie*, **2**, 257-262.
- GEIER P., 1949. Contribution à l'étude de la Cochenille rouge du Poirier (*Epidiaspis leperii* Sign.) en Suisse. *Rev. Path. Ent. Agric. France*, **28**, 177-262.
- O.I.L.B., 1969. Introduction à la lutte intégrée en vergers.

La cochenille rouge du poirier, *Epidiaspis leperii* Sign. (Homoptera, Coccoidea) ravageur en France du prunier

H. BIANCHI et C. BENASSY

Station de Lutte Biologique, I.N.R.A.,
Laboratoire de Valbonne,
06560 Valbonne

Résumé

Les pullulations nouvelles d'*E. leperii* sur pruniers en Alsace et dans le Sud-Ouest de la France justifient les observations bio-écologiques récentes entreprises sur cette Cochenille-Diaspine. Parmi les particularités biologiques étudiées figurent : le cycle évolutif, la descendance, la diapause imaginale, analysée expérimentalement en vue de préciser les conditions qui permettent de la rompre, et le parasitisme. Le chalcidien concerné, une race biologique d'*Aphytis mytilaspidis* Le B., montre une évolution mal adaptée à la limitation efficace des populations de son hôte.

Les Cochenilles dans leur ensemble, les Diaspines en particulier, figurent aujourd'hui parmi l'un des groupes d'Arthropodes les plus nuisibles aux plantes cultivées.

Les Rosacées fruitières de nos régions tempérées notamment, hébergent quelques espèces polyphages locales ou importées, comptant parmi les plus dangereuses et contre lesquelles intervenir efficacement s'impose. Ce sont : le Pou de San José (*Quadraspidiotus perniciosus* Comst.), la Cochenille du mûrier (*Pseudaulacaspis pentagona* Targ.) et la Cochenille rouge du poirier (*Epidiaspis leperii* Sign.).

Si leurs dégâts spécifiques peuvent être immédiatement constatés quand les jeunes larves en se fixant sur fruit nuisent à la qualité de la récolte pendante, ils restent, par contre, d'une estimation délicate à long terme, si l'Insecte évolue essentiellement sur la seule partie ligneuse du végétal attaqué. C'est le cas pour *E. leperii*, dont les infestations précoces en se développant sur les nouvelles pousses sont capables de tuer les jeunes arbres en moins de 3 ans. Sur les sujets adultes, les altérations dues à la destruction massive des cellules par l'Insecte provoquent des déformations, des méplats (fig. 1). Ces derniers en se généralisant peuvent entraîner la mort des branches et des rameaux, accompagnée le plus souvent d'une chute sensible de la productivité des sujets attaqués. Particulièrement difficile à combattre du fait même des encroûtements épais qu'elle constitue, la Cochenille rouge du poirier évolue actuellement vers une recrudescence d'activité en Europe, en France et en Hongrie notamment (Kozár et Viktorin, 1978), ce qui nous incite à repenser aujourd'hui à l'échelle des régions françaises contaminées (Sud-Ouest et Alsace) le problème de sa lutte.



FIG. 1. — Dégâts d'*E. leperii* sur rameaux de pruniers : à remarquer les déformations dues à la présence de l'insecte.

II. — Situation actuelle du problème

Cochenille Diaspine paléarctique, polyphage, d'origine vraisemblablement méditerranéenne (Geier, 1949), *E. leperii*, ravageur classique du poirier, sévit depuis quelques années déjà avec une particulière virulence dans toute l'aire de culture du prunier d'Ente et dans une bonne partie de la zone actuelle d'implantation du mirabellier.

Espèce localisée avant tout dans les vieux vergers abandonnés, livrés aux mousses et aux lichens, son apparition dans les plantations de rapport, compte-tenu de l'importance actuelle et future de ces productions dans l'économie régionale, inquiète les arboriculteurs. Ces derniers, en Alsace notamment, voient dans les pullulations d'*E. leperii* un problème qui n'est pas sans rapport avec celui que posa dans cette même région la multiplication du Pou de San José, voilà plus de 30 ans.

Depuis cette époque, diverses circonstances, dont la mise au point d'une lutte efficace contre le Pou de San José, ont permis de réduire les populations de ce dernier. Ainsi, en Alsace, où les deux cochenilles cohabitent sur les pommiers des vergers communaux, l'élimination du Pou de San José par la voie biologique, celle de l'acclimatation du parasite spécifique *Prospaltella perniciosi* How. (Bénassy et al., 1968), a permis à l'espèce concurrente d'atteindre les hauts niveaux constatés aujourd'hui.

C'est également sur pommier et poirier, la Cochenille la plus dangereuse après le Pou de San José dans la région de Lérida en Espagne (Cabezuelo, communication personnelle).

Sur pruniers, par contre, arbres régulièrement entretenus, l'abandon des traitements d'hiver est tenu pour principal responsable des pullulations observées.

Face à cette situation préoccupante et en l'absence actuelle de toute donnée permettant de penser que, dans un proche avenir, des agents biologiques pourraient apporter une solution efficace à la lutte à mener, force est de recourir à l'arme chimique en s'efforçant de l'appliquer cependant selon le concept actuel de la lutte intégrée.

Aussi, connaître l'incidence précise de l'Insecte sur la production des pruniers en vue de la détermination d'un seuil de nuisibilité, mettre au point une méthode d'échantillonnage représentative pour juger de l'efficacité des programmes actuels de traitements et apporter les compléments indispensables à la bio-écologie d'*E. leperii*, sont autant de thèmes qui caractérisent aujourd'hui l'orientation des recherches en cours.

III. — Bio-écologie d'*E. Leperii* sur prunier

1. — Matériel et méthodes

Les vergers.

Toute la documentation antérieure disponible sur *E. leperii* portant sur poirier, les études nouvelles à entreprendre réclamaient la possibilité de poursuivre dès le début les observations dans diverses plantations de pruniers.

C'est ainsi qu'au sein de l'I.N.R.A., la Station de Zoologie Agricole de Colmar, qui avait contribué à limiter efficacement les pullulations de deux cochenilles : *Parthenolecanium corni* Bouche et *Parthenolecanium coryli* L. (Robert, 1959), devait mettre à notre disposition deux vergers de mirabelliers distants d'une cinquantaine de kilomètres et situés de part et d'autre de Colmar.

Le premier est situé sur la commune de Rouffach : il s'agit d'un verger d'amateur, enherbé, constitué de pruniers de plein vent, âgés de 20 à 25 ans environ, laissés sans soin particulier. A proximité de ce verger, un très vieux poirier haute tige, fortement contaminé par *E. leperii*, fait l'objet également de prélèvements périodiques de rameaux.

Le deuxième verger, domaine de l'I.N.R.A., est implanté à Ribeauvillé. Des observations régulières y sont poursuivies depuis quelques années en vue de préciser l'évolution des principaux ravageurs du prunier, afin de mettre en place des programmes phytosanitaires appropriés. En outre, dans ce verger, la cochenille Rouge du poirier, fait l'objet de contrôles réguliers du niveau d'infestation des arbres, depuis leur plantation qui date d'une douzaine d'années maintenant.

Les observations débutèrent en 1976 dans deux vergers, pour se poursuivre ensuite au cours des 2 années suivantes. Or le matériel végétal disponible en Alsace ne pouvant être examiné sur place, il convenait de définir une méthode d'échantillonnage dès les premières observations, afin d'assurer la constance des prélèvements réguliers nécessités par l'étude entreprise.

L'échantillonnage.

La difficulté principale rencontrée dans la définition d'une telle méthode réside le plus souvent dans notre manque d'information, souligné notamment par Morgan et Angle (1969) pour le Pou de San José, sur la répartition à l'échelle des arbres de chaque génération successive. La distribution du Pou de San José très hétérogène en début d'infestation tend à s'uniformiser sur les rameaux plus âgés. Ces derniers sont les meilleurs échantillons pour des études de biologie ou l'appréciation de tests insecticides, mais ils sont d'un examen délicat à cause du très grand nombre de cochenilles mortes des différentes générations qu'ils hébergent normalement, d'où les méthodes variées d'estimation des populations proposées par Stafford et Summers (1963).

Ces diverses réflexions relatives à la mise au point d'un échantillonnage représentatif ont déterminé nos premières observations.

C'est ainsi que dans deux vergers de pruniers d'Ente, âgés d'une quinzaine d'années du Sud-Ouest de la France, un sondage effectué en février 1976 offrait un premier aperçu de la répartition des populations d'*E. leperii* en fonction de l'âge du rameau contaminé (*).

L'infestation, qui touche une fraction limitée des branches de 1 an, a gagné par contre la presque totalité des rameaux âgés de 5 ans. Entre ces deux extrêmes, la

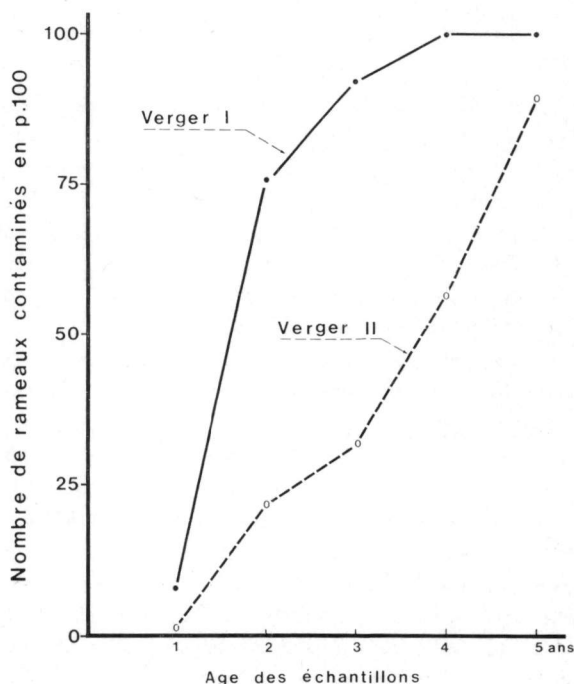


FIG. 2. — Pourcentage des rameaux de pruniers d'Ente contaminés par *E. leperii* Sign., en fonction de l'âge des échantillons dans 2 vergers du Sud-Ouest (février 1976).

(*) Nous tenons à remercier bien vivement M. Boué, Ingénieur du Service de la Protection des Végétaux d'Agen pour sa contribution à l'établissement des chiffres rapportés ici.

généralisation des contaminations à toutes les branches d'un même arbre est fonction des conditions locales de chaque plantation.

Si 92 p. 100 des rameaux de 3 ans sont déjà contaminés dans le verger un, seuls 31,6 p. 100 des branches du même âge le sont dans l'autre où près de 60 p. 100 des rameaux de 4 ans sont infestés, alors que, comparativement, tous les rameaux de cet âge sont atteints dans l'autre plantation (fig. 2).

En outre, si l'importance numérique des populations reste faible sur les jeunes rameaux de 1 et 2 ans, elle augmente brusquement dès la 3^e année pour s'accroître ensuite régulièrement, les chiffres atteints chaque fois étant fonction des conditions de la plantation.

Le nombre de cochenilles femelles vivantes par mètre linéaire de rameau passe ainsi de 0,3 sur brindille de 1 an à 367,8 individus sur branche de 5 ans dans le verger un, tandis que comparativement dans l'autre, ce chiffre varie de 0,1 à 270 (fig. 3).

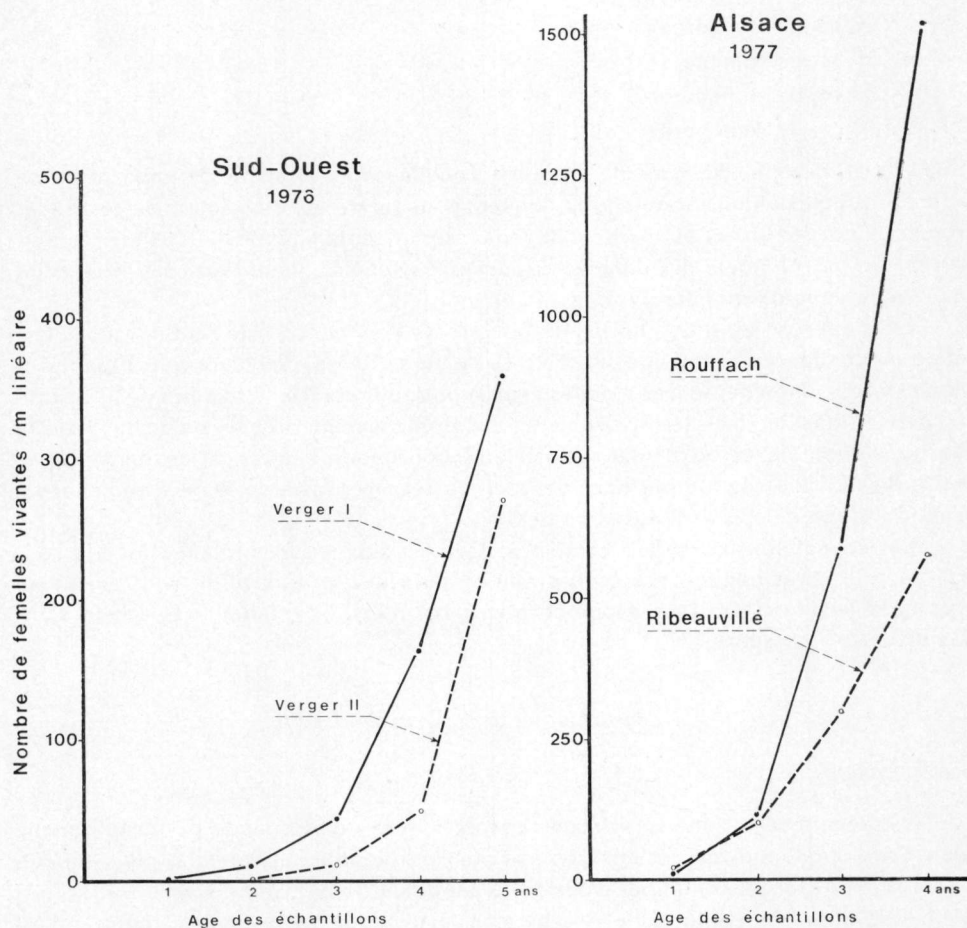


FIG. 3. — Densité des infestations (nombre de femelles vivantes/mètre linéaire de rameaux) en fonction de l'âge des échantillons dans les 2 vergers de chacune des régions (Sud-Ouest, 1976 et Alsace, 1977).

Comparativement en Alsace, sur mirabelliers, un phénomène semblable peut être enregistré dans les deux vergers expérimentaux.

Que ce soit à Ribeauvillé ou à Rouffach, si les populations restent faibles sur les rameaux de 1 et 2 ans, elles s'accroissent là encore brusquement dès la 3^e année, les courbes représentatives du phénomène pour 1977 étant comparables à celles déjà observées à un instant précis en 1976 dans le Sud-Ouest (fig. 3).

Dans les deux régions, sur des rameaux plus âgés, les densités moyennes constatées s'accompagnent toujours de la formation d'épais encroûtements qui rendent difficile l'observation et souvent très aléatoire l'efficacité des traitements insecticides pratiqués.

Ces diverses raisons font que dans l'état actuel de nos connaissances, les rameaux de 3 à 5 ans constituent les échantillons les plus représentatifs des populations étudiées. Pour tenir compte cependant des diverses densités de populations observées au niveau des rameaux de mirabellier, l'échantillon standard adopté pour l'étude de la dynamique des populations d'*E. leperii* en Alsace est ainsi constitué :

- 50 cm de rameau de 1 an ;
- 30 cm de rameau de 2 ans ;
- 30 cm de rameau de 3 ans ;
- 10 cm de rameau de 4 ans ;

soit 120 cm de bois. Il s'y ajoute en outre, chaque année à partir de juin, 50 cm de rameau supplémentaire (pousses de l'année) pour suivre la colonisation de ces jeunes rameaux par les larves au moment de leur essaimage, la phénologie de l'arbre, mais surtout la morphologie des différentes parties du végétal, jouant un rôle primordial au niveau de la densité des fixations.

On s'aperçoit ainsi que les jeunes pousses de l'année, comme les bourgeons terminaux, ont généralement une pilosité plus ou moins dense, peu favorable à la migration et à la fixation des larves mobiles ; sur le bois, par contre, la fixation de la Cochenille étant fonction des sites favorables à son établissement, on peut noter une densité de population élevée au niveau de certains bourgeons triples par exemple, mais surtout en fonction de l'importance des « crevasses » recouvrant l'écorce par endroit, quand il s'agit de bois de 3 ans et au-delà.

Les échantillons constitués comme indiqués ci-dessus sont prélevés dans la couronne des arbres une fois par mois en hiver, puis tous les quinze jours en saison en vue de déterminer, par des dénombrements réguliers, l'évolution d'*E. leperii* dans les diverses plantations.

2. — Particularités biologiques de l'Insecte

Cycle évolutif.

L'espèce monovoltine se retrouve durant l'hiver au seul stade de jeune femelle dont l'évolution ne serait pas interrompue par une diapause imaginale, mais simplement ralentie par les conditions extérieures (Aubanel, 1948 ; Geier, 1949).

Arrondies, de petite taille — cette dernière oscille généralement entre 0,5 et 0,7 mm — les femelles hivernantes peuvent se présenter sous deux couleurs différentes. Les individus plus clairs ou rosés sont observés surtout sous les encroûtements

de cochenilles mortes, tandis que les femelles isolées à la surface du bois ont une couleur rouge vineuse à violacée dénotant chez celles qui la possèdent une évolution plus avancée. A cette époque cependant, l'ovogenèse n'a débuté chez aucun individu des deux types, comme en témoignent les nombreuses dissections réalisées durant toute cette période (tabl. 1).

TABLEAU 1

Evolution des femelles d'E. leperii sur pruniers en Alsace en 1977
Descendance des dix femelles comptées par date sur rameaux

Origine des échantillons	Date des dissections	Etat des ovaires (œufs, moyenne par femelle)			Total
		œufs différenciés	œufs matures	œufs pondus sous bouclier	
(Rouffach) I	31.12.76	0	0	0	0
(Ribeauvillé) II	31.12.76	0	0	0	0
(Ribeauvillé) II	20.01.77	0	0	0	0
(Rouffach) I	31.01.77	0	0	0	0
(Ribeauvillé) II	31.01.77	0	0	0	0
d ^o I	28.02.77	17,4	0	0	17,4
II	28.02.77	5,2	0	0	5,2
d ^o I	17.03.77	17,4	6,6	0	24,0
II	17.03.77	20,3	2,2	0	22,5
d ^o I	4.04.77	10,3	8,2	0	18,5
II	4.04.77	13,9	8,1	0	22,0
d ^o I	25.04.77	24,7	16,8	0	41,5
II	25.04.77	20,4	14,8	0	35,2
d ^o I	16.05.77	26,3	21,9	0	48,2
II	16.05.77	29,0	21,4	0	50,4
d ^o I	30.05.77	28,5	17,8	1,3	47,6
II	30.05.77	33,7	9,6	4,8	48,1
d ^o I	10.06.77	18,8	12,1	26,3	57,2
II	10.06.77	Pas de dissection, car présence de quelques L. M.			50,3
					Moyenne/femelle

Les femelles hivernantes grossissent rapidement dès le retour du printemps, l'ovogénèse active, qui intervient en général à partir de la mi-février, se traduisant extérieurement par l'apparition progressive de la pigmentation violacée caractéristique des œufs visibles à travers le tégument.

C'est ainsi, par exemple, qu'en Alsace, en 1977, les premiers ovocytes visibles sont observés à la fin de février. Au cours des 3 mois suivants, chaque dissection laisse apparaître en proportions sensiblement égales des jeunes ovocytes et des œufs achevant leur développement.

Les premières pontes rencontrées dans les colonies évoluant sur mirabelliers se situent dans la deuxième quinzaine de mai, généralement, entre le 25 et le 30 mai.

A cette époque vingt-cinq à trente œufs pondus en moyenne par femelle peuvent ainsi être observés dans la nature.

La ponte, importante numériquement en juin et au début de juillet, se poursuit bien au-delà sur une assez longue période ; on trouve encore ainsi des œufs à la mi-septembre sous quelques femelles isolées.

Les larves mobiles qui apparaissent environ 25 jours après le début de la ponte, sont abondantes durant la deuxième quinzaine de juin et les premiers jours de juillet, tandis que le développement rapide des stades larvaires successifs observé en début d'été se poursuit ; les premiers stades sont les plus nombreux dans les populations à la mi-juillet, alors que les deuxième stades le sont à partir du 5 août. Les premières jeunes femelles sont observées aux alentours du 20 août. Leur manifestation précède de quelques jours celle des mâles, qui sont aptères chez cette espèce. La fécondité assurée, les femelles adultes, qui constituent début septembre 90 p. 100 environ de la population active, restent dans cet état jusqu'au printemps suivant.

Ce cycle, susceptible pourtant de subir quelques modifications dans les dates d'apparition des divers stades en fonction des régions ou des plantes hôtes de la Cochenille, reste caractéristique d'*E. leperii*, espèce monovoltine quelle que soit la région. Ce fait dénote l'existence constante chez cet insecte d'un arrêt de développement, dont les modalités sont à préciser, s'étendant sur 6 à 7 mois environ (fig. 4A).

En outre, les femelles vivant en colonies fermées sous d'épais encroûtements de boucliers et de cochenilles mortes posent le problème, évoqué déjà par Geier sur poirier (1949), d'une éventuelle parthénogénèse facultative en l'absence de toute possibilité pour ces femelles d'être normalement fécondées. Bien qu'une expérimentation précise reste à entreprendre sur ce point, il semble cependant, d'après les observations fragmentaires effectuées par nos soins, que ces femelles puissent pondre et s'assurer ainsi une descendance parfaitement viable.

Descendance.

Sur poirier, le nombre d'individus issus en moyenne par femelle divise les auteurs. Si Morstatt (1908) parle de quarante à cinquante œufs pondus, Geier (1949) cite le chiffre maximum de soixante-six, rejoignant ainsi Aubanel (1948) qui, à la même époque fixait à soixante-dix œufs en moyenne la descendance d'*E. leperii* étudié dans la région parisienne. A une époque très voisine (1948), sur poirier de la variété Passe-Crassanne, la ponte moyenne d'*E. leperii* totalisait en général cinquante-quatre œufs environ dans la région lyonnaise (Bianchi, résultats non publiés).

Pour connaître la descendance des femelles d'*E. leperii* évoluant sur mirabelliers, deux méthodes basées sur les dissections de femelles fixées sur rameaux ont été retenues :

— la première, employée du 16 mai au 10 juin 1977, soit approximativement du début de la ponte jusqu'à l'éclosion des premières larves à l'extérieur, visait chaque fois l'estimation de la descendance visible au moment du prélèvement de chacune des cinquante femelles disséquées. Compte tenu de la totalité des œufs différenciés, des œufs mûrs et des œufs pondus, la moyenne des descendants s'établissait à 50,3 par femelle (tabl. 1),

— la deuxième, utilisée du 18 février au 6 juin 1977, concernait les femelles fixées sur les rameaux récoltés dans les deux vergers alsaciens après forçage à l'étuve

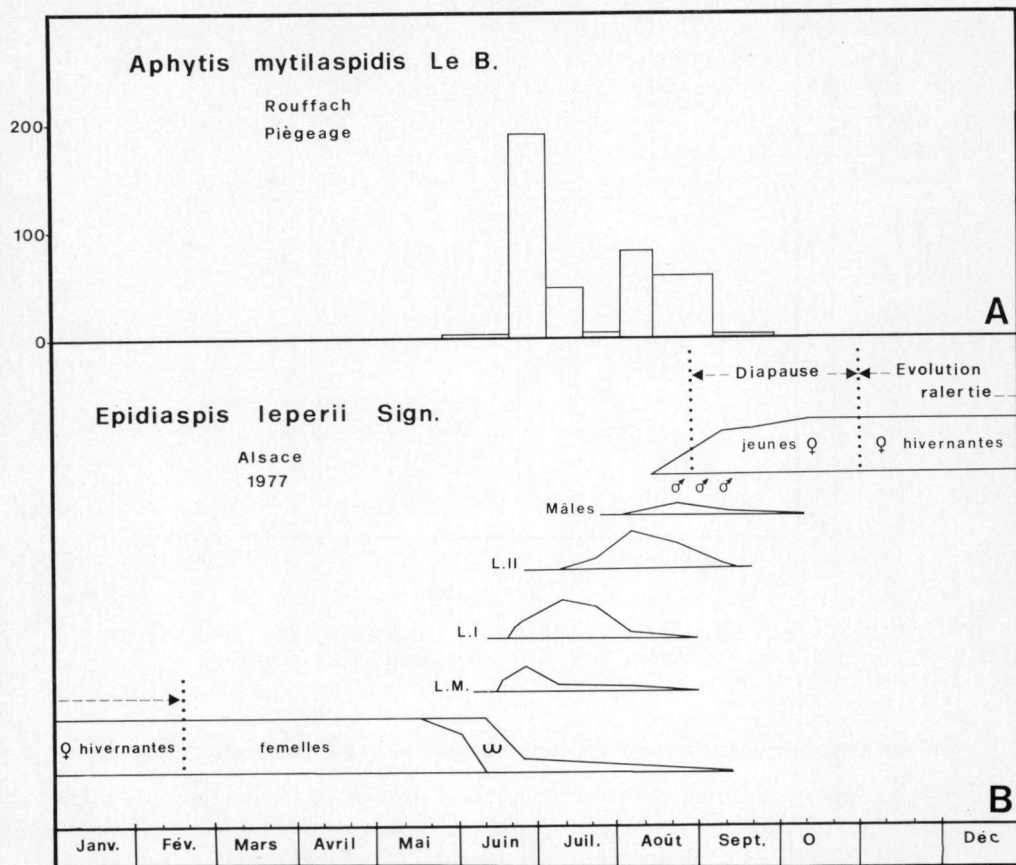


FIG. 4. — A. — Cycle évolutif schématique d'*E. leperii* Sign. (Alsace 1977). B. — Importance numérique des éclosions d'*Aphytis mytilaspidis* Le Baron observées en cours de saison par piégeage par panneaux enlucés. Rouffach, 1977.

à la température constante de 26 °C. Pour chaque lot étudié dans de telles conditions, on disséquait quelques femelles tous les 4 à 5 jours depuis le jour du prélèvement à l'extérieur jusqu'à l'apparition des premières larves mobiles en laboratoire (fig. 5).

La moyenne des œufs pondus sous le bouclier augmentés de ceux observés au stade d'ovocytes de troisième ordre est de 51,4/femelle, nombre qui confirme les résultats précédents enregistrés par une autre voie.

Diapause.

Les possibilités durant l'été d'une diapause imaginale frappant les jeunes femelles fécondées ont été avancées voilà plusieurs années par Balachowsky (1939) et Aubanel (1948) notamment.

Pour confirmer éventuellement cette hypothèse, nous avons essayé tout d'abord de caractériser cette diapause avant de rechercher ensuite les facteurs susceptibles d'intervenir dans son déclenchement ou sa rupture.

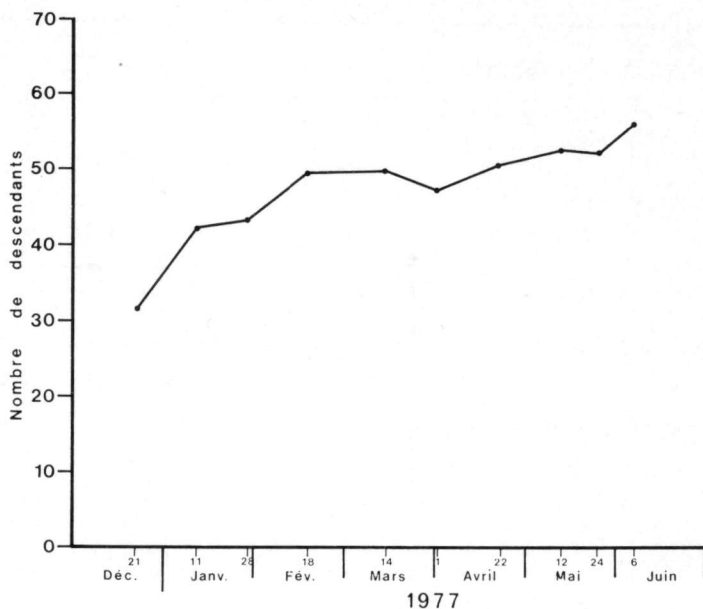


FIG. 5. — Nombre moyen de descendants par femelle obtenu par dissection d'individus forcés à la température de 26 °C du début de l'année jusqu'à la ponte.

C'est ainsi que nous devons procéder à deux séries d'observations parallèles :

— Les unes concernent diverses tentatives d'élevage de l'Insecte au laboratoire à partir d'œufs récoltés au printemps en vergers. Dans des conditions variées de température (25-26 °C) et d'humidité relative (60-70 p. 100) l'hôte proposé était soit des plants de prunier ou de groseillier, soit le milieu de substitution que constitue le fruit mûr de *Citrullus vulgaris* ou de *Cucurbita* sp.

— Les autres tentent, par forçage à l'étuve d'échantillons prélevés d'une façon échelonnée à partir de la mi-août jusqu'au printemps suivant, de déterminer l'époque à partir de laquelle la reprise d'évolution pourra être observée, soit par observation directe de la ponte, soit par dissection des ovaires des femelles présentes.

Dans le premier cas, une température constante de 26 °C offre au terme d'une évolution régulière la possibilité à *E. leperii*, placé sur courge en lumière continue, d'atteindre le stade de femelle adulte 45 jours après l'infestation.

Les premiers stades larvaires se manifestent 4 jours en moyenne après celle-ci. Il leur succède 20 jours plus tard les deuxièmes stades larvaires, tandis que les pronymphes apparaissent 30 jours après les infestations. Les nymphes se manifestant 35 jours après les premières fixations sont à l'origine des mâles, dont l'apparition coïncide avec celle des jeunes femelles. La fécondation assurée, les femelles adultes demeurent dans cet état sans présenter aucune trace de développement ovarien, durant de longs mois, le maximum atteint étant de 14 mois, soit 420 jours dans l'un des essais (fig. 6). Passé ce délai, la pourriture du fruit, support de l'infestation, a entraîné l'élimination complète de toute la population expérimentale.

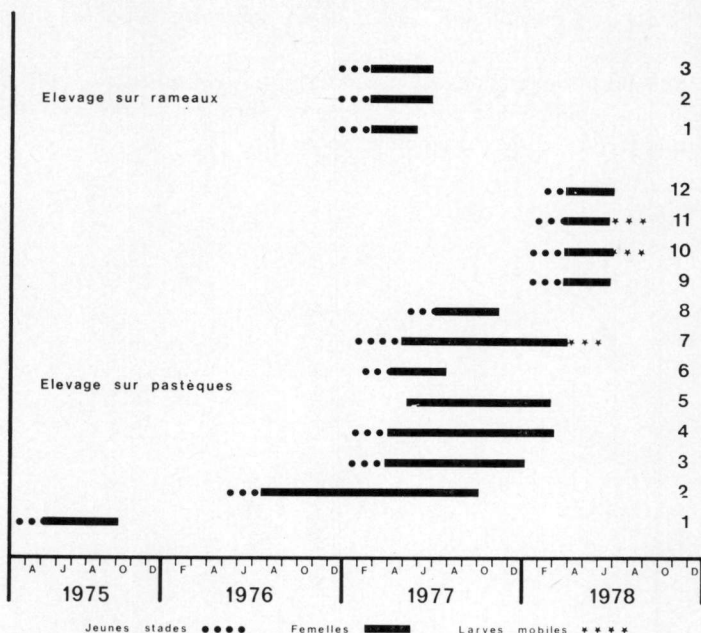


FIG. 6. — Aperçu schématique des différents essais d'élevage d'*E. leperii* réalisés sur végétaux ligneux et sur pastèques.

La mauvaise conservation des fruits et le dessèchement rapide des rameaux du végétal hôte devait interrompre plus ou moins rapidement nos essais sur *E. leperii* sans que nous puissions observer des pontes. Les femelles gardaient tout au long de ces expériences une couleur rose et très peu parmi elles manifestaient durant cette période la couleur rouge vineuse typique des femelles rencontrées généralement dans la nature au printemps.

Ainsi, quel que soit l'hôte végétal proposé, naturel ou de substitution, *E. leperii* placé dans les conditions les plus favorables à son évolution manifeste pourtant un arrêt de développement obligatoire d'une durée illimitée. Ce phénomène est caractéristique de l'existence d'une diapause qui frappe chez la Cochenille rouge du poirier, les jeunes femelles adultes dès leur apparition.

La durée de cette diapause dans les conditions naturelles des plantations alsaciennes nous est fournie par la deuxième série d'observations pratiquées par forçage des populations en diapause d'*E. leperii* (fig. 7).

Des cinq prélèvements effectués de la mi-août à la mi-octobre 1976, aucun, jusqu'à l'élimination des rameaux plusieurs mois plus tard, n'a donné lieu à une reprise visible de l'évolution des femelles d'*E. leperii*.

Par contre, les femelles de l'échantillon du 2 novembre observées dans les mêmes conditions manifestaient dès les premières dissections un début de différenciation de nombreux ovocytes, suivi, 37 jours après le commencement de l'expérience, de l'émission des premiers œufs, ce qui situerait la rupture de la diapause au cours des derniers jours d'octobre.

Passé cette époque, les populations d'*E. leperii* sont donc capables d'évoluer régulièrement.

En effet, tous les prélèvements réalisés ultérieurement jusqu'au 7 juin 1977, date à laquelle se situe normalement la ponte d'*E. leperii* dans les conditions naturelles, conduisaient chaque fois à l'observation de la ponte (fig. 7).

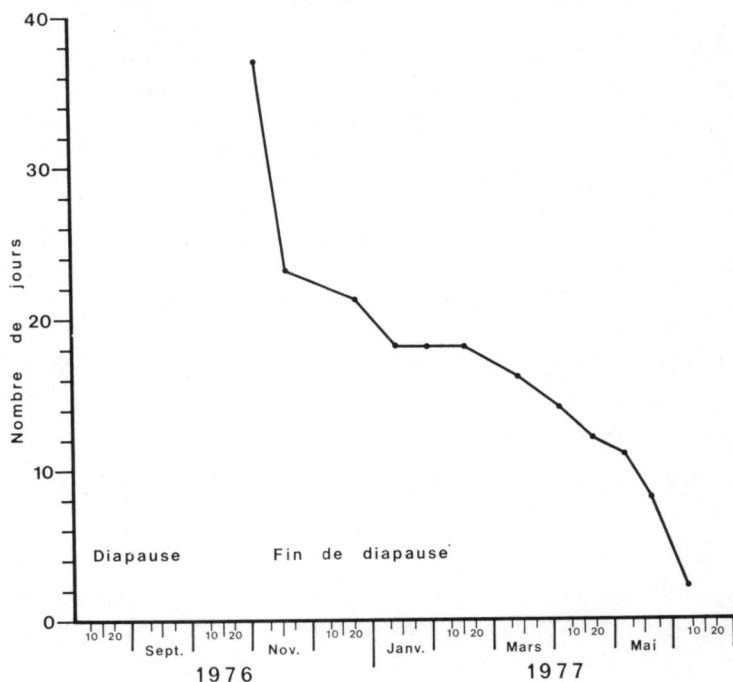


FIG. 7. — Etude de la diapause : Nombre de jours séparant l'observation de la ponte de la mise en expérimentation (par forçage à 26 °C des rameaux) novembre 1976-mai 1977.

Or le délai intervenant entre la mise à l'étuve des échantillons et l'apparition des premiers œufs se réduisait progressivement au cours des prélèvements successifs, la durée de l'ovogénèse passant de 37 jours à 2 jours seulement pour le dernier prélèvement du 2 juin 1977. Il s'en suit donc que les individus constituant les populations d'*E. leperii* mises en expérience sont chaque fois plus évolués que ceux observés lors de l'échantillonnage précédent. Ceci dénote de la part des femelles de la Cochenille une évolution lente, mais continue, depuis la fin de l'automne jusqu'au printemps suivant.

Chez *E. leperii* la diapause imaginale est donc de type estival ; elle s'étend en outre en arrière-saison sur 2 mois à 2 mois et demi environ, période qui se situe, en Alsace par exemple, de la mi-août aux derniers jours d'octobre.

Il s'avère ainsi que cette diapause se trouve théoriquement rompue en verger à partir de novembre après 2 mois caractérisés par des températures relativement basses — les températures moyennes de septembre et d'octobre sont en Alsace de l'ordre de 12 à 13 °C — et une réduction progressive de la durée du jour. Cette dernière avoisine quotidiennement à cette saison 9 à 10 h seulement.

Pour vérifier l'influence possible de ces conditions particulières de l'arrière-saison sur la reprise d'évolution d'*E. leperii* à la veille de l'hiver, on devait soumettre des populations expérimentales de jeunes femelles en diapause, fixées sur fruits de cucurbitacées et sur végétaux ligneux, à l'action combinée des deux facteurs inventoriés.

Sachant que l'évolution de la Cochenille s'effectue normalement jusqu'au stade femelle en 40 à 45 jours à la température constante de 26 °C, on plaçait, passé ce délai, les végétaux, fruits ou plantes en pots, pendant 60 jours au moins à une température de 12 à 13 °C accompagnée d'une photopériode comportant 9 h de jour pour 15 h de nuit. Au terme de leur séjour au froid, les femelles d'*E. leperii* étaient replacées à 26 °C dans les conditions optimales de leur évolution, ce passage s'effectuant par paliers progressifs de température, afin de ne porter aucune atteinte à la bonne conservation du végétal-support.

Ce protocole expérimental permettait d'obtenir la réactivation des femelles en diapause, car 125 jours après la contamination initiale des fruits, dans les cas les plus favorables, des larves mobiles actives d'*E. leperii* pouvaient s'observer à la surface des fruits (fig. 6, élevage n° 7) ou sur groseilliers (tabl. 2).

TABLEAU 2

Etude de la diapause chez E. leperii. Elevage sur végétaux en pot en laboratoire

Nature des échantillons	Nombre d'essais	Date de la contamination	Conditions de l'élevage	Femelles		Observations
				Date	Longévité	
Groseilliers en pot	4 essais	30.01.1978	Elevage 25 °C lumière du jour, puis séjour à 13 °C pendant 68 jours (2 essais) + 2 témoins élevage normal 25 °C (Elevage conditionné)	30.03.78	58 jours	— Les 2 essais avec séjour au froid ont donné des pontes et des L. M. le 29.6 soit 25-30 jours après la réactivation. — Sur un essai conservé à 25 °C il n'y a pas eu de descendants. — le 2 ^e témoin s'est desséché.

L'élevage conditionné appelé à rompre la diapause est un séjour en chambre froide à la température de 12-13 °C et une photopériode de 15 h de nuit pour 9 h de jour.

Considérant cependant que le temps écoulé entre la contamination des fruits et la reprise d'activité de la Cochenille était beaucoup trop long au risque de nuire à la conservation indispensable des fruits, nous avons essayé de réduire de moitié, la durée du séjour au froid des cochenilles en diapause. Le résultat devait être chaque fois négatif : aucune ponte n'a pu être obtenue dans ces conditions.

En 1978, une nouvelle série de pastèques furent contaminées et expérimentées en leur appliquant le rythme normal de l'élevage-type décrit ci-dessus, pour confirmer la réussite des premiers essais. Deux fruits sur les quatre infestés initialement confirmèrent ce résultat, les deux autres devant pourrir avant que la ponte ne puisse être observée (cf. fig. 6, élevage dix et onze).

En effet, le passage de fruits très aqueux, comme c'est le cas pour ceux des diverses cucurbitacées testées, d'une température élevée à une température plus fraîche avec retour progressif à la température initiale sur une période de 125 jours au minimum, pose le problème de la conservation des fruits devant être utilisés dans de telles conditions. L'expérience antérieure montre que ce problème délicat ne peut être résolu qu'avec des fruits mûrs parfaitement sains.

En résumé, les conditions qui déterminent la rupture de la diapause imaginale chez *E. leperii* étant connues aujourd'hui, l'élevage de l'Insecte s'avère dès à présent possible en laboratoire selon le schéma suivant :

- 1) Contamination des pastèques : œufs + larves mobiles jour = J.
- 2) Elevage de la Cochenille à 26 °C en lumière continue pendant 45 jours soit : J + 45 = jeunes femelles (Diapause).
- 3) Séjour au froid (12-13 °C) : élevage en photopériode ; 15 h de nuit — 9 h de jour pendant 60 jours : soit : J + 105 (rupture de la diapause).
- 4) Retour à 20 °C en lumière continue, pendant 4 jours : soit : J + 109 (réactivation).
- 5) Elevage à 26 °C, en lumière continue, pendant 15 à 18 jours : soit : J + 120 à 125 (ponte + larves mobiles).

Le développement complet d'une génération réclame de 120 à 125 jours dans ces conditions.

6) Pour obtenir des générations supplémentaires, nécessité d'un séjour au froid des pastèques, chaque fois qu'apparaîtront des stades femelles dans les élevages, un fruit pouvant héberger, selon l'abondance de la contamination initiale, plusieurs générations de cochenilles.

Ce type d'élevage cependant ne peut s'envisager en laboratoire, qu'avec du matériel végétal se conservant parfaitement.

3. — Données sur le parasitisme naturel

La présence d'un parasitisme dû à *Aphytis mytilaspidis* Le Baron devait être constatée dès les premières observations sur *E. leperii* (Bénassy et Bianchi, 1978).

Cette espèce ectophage, évoluant dans toute la région paléarctique aux dépens des femelles adultes de nombreuses Diaspines, avait été signalée déjà antérieurement sur la Cochenille rouge du poirier (Nikol'Skaya, 1952 ; Ferrière, 1965), mais les éléments de biologie obtenus jusqu'à ce jour, l'avaient été essentiellement avec le Pou de San José comme hôte.

Aujourd'hui, l'emploi simultané des trois méthodes complémentaires généralement utilisées dans des cas analogues : dynamique des populations de la Cochenille, mise en éclosiers périodique des échantillons et piégeage des adultes parasités au moyen de panneaux englués, nous a apporté un certain nombre de précisions sur les possibilités actuelles du parasite autochtone en tant qu'agent efficace de réduction des populations d'*E. leperii*.

La coïncidence pouvant exister entre la présence des adultes d'*Aphytis* et celle des stades de l'hôte favorables à la ponte du parasite conditionnant en grande partie

l'efficacité de l'entomophage, les premières observations portaient sur l'évolution saisonnière d'*A. mytilaspidis*.

Comme l'ensemble des autres espèces du genre *Aphytis*, celle-ci se retrouve durant tout l'hiver au stade de larves matures sur les jeunes femelles hivernantes d'*E. leperii*.

En 1977, le début mars représente, en Alsace, l'époque de reprise d'évolution du parasite : les premières nymphes sont observées le 18 mars ; elles se rencontrent par la suite à chaque observation durant le mois suivant, tandis que la mise en place en verger, au cours de la dernière décade d'avril, des panneaux englués, situe l'éclosion des adultes les plus précoces d'*A. mytilaspidis* aux environs du 15 mai, fait confirmé d'ailleurs par l'observation de quelques œufs et de jeunes larves d'*Aphytis* à la fin du même mois. Mais l'éclosion véritable des adultes de la génération hivernante du parasite, amorcée en mai, se situe entre le 20 juin et le 15 juillet, la dernière décade de juin constituant l'époque du piégeage maximum (fig. 4B).

Un mois plus tard, dans les premiers jours d'août se situe une nouvelle éclosion, début d'une deuxième génération, moins abondante numériquement, étalée sur un mois environ. Si quelques adultes du parasite s'observent encore çà et là à l'état dispersé courant septembre, plus aucun parasite n'est actif passé cette date, comme en témoigne l'état des populations d'*Aphytis* où seules à cette époque et jusqu'en novembre, des jeunes larves plus ou moins évoluées du parasite se remarquent sur les jeunes femelles hivernantes de la Cochenille rouge du poirier.

Une évolution du même type pouvait être observée l'année suivante dans les deux localités de la plaine d'Alsace, bien que les conditions climatiques de 1978 aient été défavorables à la manifestation de très fortes densités du parasite. C'est ainsi que le nombre d'adultes d'*Aphytis* récoltés par piégeage demeurerait négligeable durant toute la saison.

Dans les vergers de mirabelliers de la plaine d'Alsace, 2 années complètes d'observations montrent donc que le parasite ne présente annuellement que deux générations successives vis-à-vis d'un hôte toujours monovoltin.

Si l'on compare dans ces conditions les cycles évolutifs des deux antagonistes, il apparaît un déséquilibre notable entre l'abondance des adultes d'*Aphytis* enregistrés en été et le nombre de femelles hôtes disponibles. La plupart d'entre elles sont à cette époque, ou déjà mortes ou en partie desséchées par la ponte, ce qui prive le parasite présent à cette époque de toute possibilité de descendance ultérieure.

En effet, en 1977, à Rouffach, par exemple, où la présence des parasites adultes s'étale des derniers jours de juin aux premiers jours de septembre (fig. 8) la densité de population des femelles vivantes d'*E. leperii* n'est que de cent quarante-deux individus/échantillon le 24 juin (elle atteignait six cent quarante et une cochenilles 2 mois plus tôt) pour demeurer ensuite à son niveau le plus bas du début de juillet jusqu'aux premiers jours d'août. Passé cette date, l'apparition des jeunes femelles adultes de la nouvelle génération entraîne l'augmentation régulière du nombre d'hôtes possibles pour les parasites à une saison où les éclosions de ces derniers sont en cours d'achèvement.

De même dans le verger de Ribeauvillé la période de présence continue des parasites adultes d'*A. mytilaspidis* coïncide également en 1977 avec l'époque où la densité de population des femelles vivantes d'*E. leperii* est la plus réduite.

La discordance constatée en Alsace entre la présence d'*Aphytis* et l'abondance

des stades hôtes favorables à la ponte, en freinant toute possibilité annuelle d'accroissement du parasite, semble le principal responsable, dans les circonstances présentes, du manque d'efficacité d'*Aphytis*.

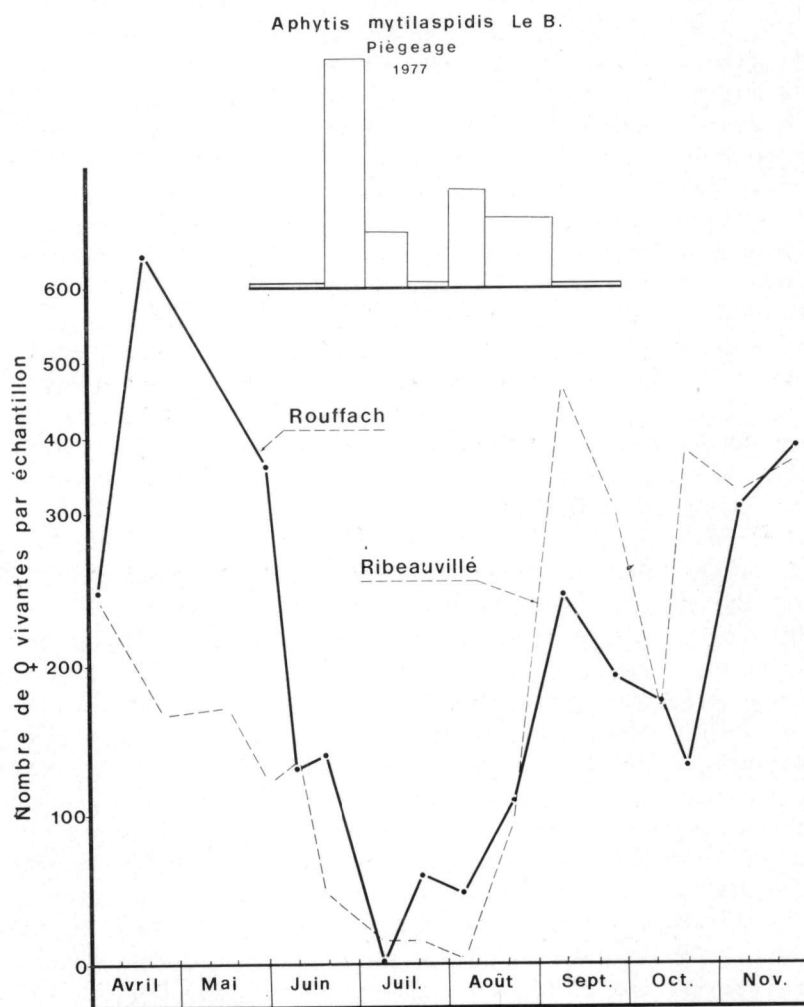


FIG. 8. — Importance numérique des adultes d'*A. mytilaspidis* Le B. vis-à-vis de celle des jeunes femelles hôtes favorables à la ponte du parasite (Alsace, 1977).

En vue de tenter d'y remédier cependant, des essais d'enrichissement artificiel des vergers par des apports d'*A. mytilaspidis* réalisés aux époques favorables devaient être envisagés :

— soit par forçage de rameaux de pruniers contaminés, prélevés en vergers en tout début de printemps pour récolter des parasites capables d'intervenir dans la deuxième quinzaine d'avril ;

— soit par la mise en route d'élevages de laboratoire destinés à fournir le matériel biologique nécessaire aux lâchers.

Si la première méthode appliquée dès 1978 a fourni déjà des parasites en quantité suffisante pour un essai limité, la deuxième devait se heurter dès le début à une difficulté imprévue liée au manque de polyphagie manifesté par le chalcidien.

Bien que l'espèce *A. mytilaspidis* à laquelle morphologiquement ils appartiennent, ait été récoltée sur diverses espèces de Diaspines, les individus testés ne semblent constituer qu'un seul et même type spécifique d'*E. leperii*, comme en témoignent les résultats de nos premiers essais d'élevage sur trois espèces mentionnées comme hôte pourtant du parasite : *Quadraspidotus perniciosus* Comst. (Vasseur et Bénassy, 1953 ; Mathys et Guignard, 1965, 1967 ; Neuffer, 1966 ; Huba, 1957) ; *Hemiberlesia lataniae* Sign. (De Bach, 1964 ; Rössler et De Bach, 1972) et *Aspidiotus nerii* Bouche (Schmutterer, 1959).

Se développant toutes trois sur tubercules de pomme de terre ces cochenilles ont été présentées au stade de jeunes femelles aux parasites. Les divers essais réalisés successivement durant l'année 1978 sont résumés dans le tableau 3.

TABLEAU 3

Essais d'élevage d'*Aphytis mytilaspidis* en laboratoire
(souche issue de *E. leperii*)

Cochenille-hôte	Date	Stades d'évolution de l' <i>Aphytis</i>					Durée du cycle	Observations
		œufs	J.L.	V.L.	N.	A.		
<i>Quadraspidotus perniciosus</i> Comst.	17.02.78	×	×	×	×	×	23 °C 25-30 jours	Evolution normale de l' <i>Aphytis</i> jusqu'au stade adulte pendant 2 ou 3 générations, puis régression très nette en cours d'élevage de la population.
	20.03.78	×	×	×	×	×		
	13.03.78	×	×	×	×	×		
	8.05.78	×	×	×	×	×		
	6.09.78	×	×	×	×	×		
<i>Aspidiotus nerii</i> Bouche	17.02.78	×	M	—	—	—	22 jours	Mortalité de l' <i>Aphytis</i> observée au stade larvaire ; quelques individus arrivent au stade adulte.
	6.03.78	×	M	—	—	—		
	9.08.78	×	×	×	×	×		
	4.10.78	×	×	M	M	—		
<i>Hemiberlesia lataniae</i> Sign.	9.08.78	×	×	×	×	×	33 jours J.L. mortes	Idem que sur <i>A. hederae</i> larves mortes, quelques individus arrivent au stade adulte.
	4.10.78	×	M	—	—	—		

Toutes les tentatives d'élevage menées à la température constante de 23 °C avec le Pou de San José comme hôte offrent la possibilité, à chaque œuf déposé, d'évoluer régulièrement pour donner naissance, 25 à 30 jours plus tard, à un *Aphytis* adulte.

Mais cette possibilité enregistrée au niveau individuel, ne semble pourtant pas se confirmer au cours des générations ultérieures, car jusqu'à présent, on assiste chaque fois à une régression très nette des populations dès la troisième génération développée en élevage expérimental.

Pour les deux autres hôtes, si quelques parasites se développent et éclosent normalement, la plupart d'entre eux ne dépasse pas cependant le stade de jeune larve, ce qui interdit toute possibilité pratique d'utilisation de ces derniers.

En fait, à la lumière de ces premiers résultats, il apparaît que la multiplication de cet *Aphytis* est indissociable de la maîtrise satisfaisante des élevages d'*E. leperii* en laboratoire et les difficultés matérielles rencontrées dans cette voie risquent de contre-carrer pendant un certain temps encore toute expérimentation de lutte biologique pratique contre cette Cochenille.

Conclusions

Espèce appartenant à la faune locale des Diaspines des Rosacées fruitières, *E. leperii* manifeste depuis quelques années déjà des pullulations sur pruniers, qui sont le résultat, soit de la lutte biologique spécifique menée contre l'espèce concurrente *Quadraspidiotus perniciosus*, soit, plus généralement, de l'abandon des traitements d'hiver, bien que l'efficacité de ces derniers ne puisse être contestée.

Dans de telles circonstances, les niveaux atteints nécessitent aujourd'hui une intervention spécifique, car la faune entomophage existante, représentée essentiellement par une race biologique d'*A. mytilaspidis*, se montre inadaptée, chaque saison, à limiter les populations de son hôte.

S'il n'est pas exclu cependant que des lâchers du parasite local, réalisés à des périodes favorables puissent, après une expérimentation préalable, représenter une méthode d'intervention satisfaisante pour l'avenir, leur mise en place reste conditionnée par la production régulière de l'entomophage.

Or, nous avons vu que l'existence de la diapause chez l'hôte, par les chocs thermiques qu'elle nécessite en vue de la rompre, risque d'abrégier la conservation des fruits de cucurbitacées nécessaires aux élevages d'*E. leperii* et de rendre ainsi aléatoire pendant un certain temps encore la multiplication de l'agent biologique de lutte.

Summary

Epidiaspis leperii Sign., an enemy of the plum trees in France

New outbreaks of *E. leperii* on plum trees in Alsace and in the Southwest of France decided the bio-ecological observations carried on this Diaspine Scale. Among the biological characteristics of this pest, annual evolution progeny, diapause and parasitism have been studied. The evolution of the specific parasite, a biological strain of *Aphytis mytilaspidis*, is unfitted to its host's and the natural ennemy is unable to control the populations of this scale.

Références bibliographiques

- AUBANEL G., 1948. Remarques sur la biologie de la Cochenille ronde du poirier en 1947. *C. R. Agr. de France*, **34**, 94-95.
- BALACHOWSKY A. S., 1939. Les Cochenilles de France, d'Europe, du Nord de l'Afrique et du Bassin méditerranéen, **3**, *Act. Sci. et Ind.* n° 784, Hermann, Paris.
- BENASSY C. BIANCHI H., 1978. La Cochenille Rouge du poirier (*Epidiaspis leperii* Sign.), en France, en vergers de pruniers. *C. R. Colloque franco-bulgare. Bordeaux sept. 1978* (à paraître).
- BENASSY C. et al., 1978. L'utilisation pratique de *Prospaltella perniciosi* Tow., parasite du Pou de San José (*Quadraspidiotus perniciosus* Comst.). *Entomophaga, Mém. H. S.*, **4**, 28 pp.

- DE BACH P., 1964. Some species of *Aphytis* (Howard) (Hymenoptera : Aphelinidae) in Greece. *Ann. Inst. Phytop. Benaki*, **7**, 5-18.
- FERRIERE Ch. 1965. *Hymenoptera Aphelinidae* d'Europe et du Bassin Méditerranéen. Masson et Cie Paris, 204 p.
- GEIER P. W., 1949. Contribution à l'étude de la Cochenille rouge du poirier (*Epidiaspis leperii* Sign.) en Suisse. *Rev. Path. Ent. Agric. France*, **28**, 177-262.
- HUBA *et al.*, 1957. Die natürlichen Feinde der San Jose Schildlaus (*Quadraspidiotus perniciosus* Comst.) in der Slowakei und die Möglichkeit ihrer Ausnützung in der Praxis. *Landwirtschaft*, **4**, 306-353.
- KOZAR F., VIKTORIN R., 1978. Survey of Scale Insect (Homoptera : Coccoidea), Infestations in European Orchards. Changes in the Scale Infestation levels in Hungarian orchards between 1971 and 1976. *Acta Phyto. Acad. Scient. Hung.*, **13**, (3-4) ; 391-402.
- MATHYS G., GUIGNARD E., 1965. Etude de l'efficacité de *Prospaltella perniciosi* Tow. en Suisse, parasite du Pou de San José. *Entomophaga*, **10**, (3), 193-220.
- MATHYS G., GUIGNARD E., 1967. Enseignements recueillis au cours de 9 ans de travaux avec *Prospaltella perniciosi* Tow., parasite du Pou de San José (*Quadraspidiotus perniciosus* Comst.). *Entomophaga*, **12**, (3) ; 212-222.
- MORGAN C. V. G., ANGLE B. J., 1969. Distribution and development of the San Jose Scale (Homoptera : Diaspididae) on the leaves, bark and fruit of some orchard and ornamental trees in British Columbia. *Can. entom.*, **101**, 983-989.
- MORSTATT H., 1908. Untersuchungen an der roten austerför migen Schildlaus. *Zentralbl. f. Bakt., Abt II*, V. 21, 349-365 ; 408-424.
- NEUFFER G., 1966. Zur Parasitenfauna von *Quadraspidiotus perniciosus* Comstock (Hom., Diaspididae) unter besonderer berücksichtigung der importierten *Prospaltella perniciosi* Tower (Hym. Aphelinidae). *Entomophaga*, **11**, (4) ; 383-393.
- NIKOL'SKAYA M. N., 1952. Chalcidii Fauni SSSR. *Acad. Sci. U.R.S.S.*, 575 p.
- ROBERT P. Ch. 1959. Rôle des parasites dans la dynamique des populations de *Eulecanium corni* B. et de *Eulecanium coryli* L. dans l'Est de la France. *C. R. IV^e Congrès Int. Lutte Enn. Plantes, Hambourg 1957*, **1**, 989-990.
- RÖSSLER Y., DE BACH P., 1972. The biosystematic relations between a thelytokous and an arrhenotokous form of *Aphytis mytilaspidis* (Le Baron) (Hymenoptera : Aphelinidae). 2. — Comparative biological and morphological studies. *Entomophaga*, **17**, (4) ; 425-435.
- SCHMUTTERER H., 1959. Die Tierwelt Deutschlands. 45 Teil. Schildläuse oder Coccoidea. I. Deckelschildläuse oder Diaspididae. *Gustav Fischer Iena*, 260 p.
- STAFFORD E. M., SUMMERS F. M., 1963. Problem in evaluating control of the San Jose Scale with spray chemicals. *Hilgardia*, **35**, 13-32.
- VASSEUR R., BENASSY C., 1953. Sur la faune parasitaire du Pou de San José (*Quadraspidiotus perniciosus* Comst.) dans la région lyonnaise et ses relations avec les conditions climatiques. *Ann. Epiphyties.*, **2**, 283-290.

Chronique des livres

LEROY Y. — *L'univers sonore animal. Rôles et évolution de la communication acoustique*. Coll. « Ecologie fondamentale et appliquée ». Gauthier Villars, Paris 1979, 403 p., 164 fig.

Qu'est-ce que la communication dans le monde animal ? A quelles exigences écologiques correspond-t-elle ? Quels rôles jouent les émissions sonores dans les relations interindividuelles, et interspécifiques ! Y a-t-il eu une évolution du phénomène acoustique ? La sonosphère est-elle cacophonie ou ensemble concertant organisé ?

Autant de questions que l'auteur de cet ouvrage tente d'élucider après avoir défini ce qu'il fallait entendre par communication acoustique.

Y. Leroy constate que la communication acoustique n'existe que dans deux grands groupes : les Arthropodes et les Vertébrés. Un événement biologique l'explique : la socialisation, qui a pris son essor chez les animaux.

Socialisation et communication vont de pair et sont des faits lourds de conséquences pour l'évolution des espèces. Celles-ci ont développé des particularités morphologiques et des comportements nouveaux pour vivre ensemble et communiquer. Il s'ensuit que la systématique s'enrichit de nouveaux outils de travail : les signaux sonores apparaissent comme une catégorie nouvelle de critères spécifiques, le système social se présente comme une unité de référence plus ajustée que l'individu à cette entité biologique qu'est l'espèce.

Débordant le cadre intraspécifique, cette étude comparative de la communication sonore permet de dégager, au sein de l'écosystème, la notion d'univers sonore, dont la polyphonie répond, en chaque lieu, à une organisation telle que chaque animal peut trouver le signal qu'il cherche. C'est dire que ni la stridulation de l'Insecte, ni le chant de l'Oiseau ne sont de simples fantaisies de la nature.

Cette synthèse ainsi conçue s'adresse à tous ceux qui s'intéressent à l'animal, à ses comportements, à sa vie sociale.

SCHLIEPHAKE G., KLIMT K. — *Die Tierwelt Deutschlands*. 66. Teil. *Thysanoptera*. Fransenflüger. VEB Gustav Fischer Verlag ; Jena 1979, 477 p., 528 fig., 34 tabl.

Table des matières :

Abkürzungsverzeichnis	13
1. Allgemeiner Teil	15
1.1. Einführung und Übersicht	15
1.2. Diagnose	16
1.3. Systematische Stellung und Verwandtschaftsbeziehungen	17
1.4. Morphologie	19
1.4.1. Färbung	19
1.4.2. Körperbau	20
1. Allgemeines — 2. Körperteile (Fühler — Kopf — Prothorax — Mesothorax — Metathorax — Flügel — Extremitäten — Abdomen)	
Literatur zu 1.4.	38
1.5. Bionomie	38
1.5.1. Ernährung	28
1.5.2. Fortbewegung	39
1.5.3. Dispersion	41
1.5.4. Tagesrhythmik	41

1.5.5.	Dormanz	42
1.5.6.	Reproduktion und ontogenetische Entwicklung	44
1.5.7.	Voltinismus	47
Literatur zu 1.5.		47
1.6.	Ökologie	48
1.6.1.	Abiotische Faktoren	48
	1. Ausbreitungsbestimmende Faktorengruppe (Temperatur — relative Luftfeuchte — Lichtreaktionen)	48
	2. Ausbreitungsfördernde Faktorengruppe (Luftbewegung — chemische Wirkungen)	50
	3. Ausbreitungshemmende Faktorengruppe (Niederschläge — Boden)	51
1.6.2.	Biotische Faktoren (Nahrungsfaktor — Intraspezifische und interspezifische Wirkungen)	51
1.7.	Ökonomische Bedeutung	53
1.7.1.	Schädlinge	53
1.7.2.	Nützlinge	54
1.7.3.	Lästlinge	54
Literatur zu 1.7.		55
1.8.	Verbreitung	57
1.8.1.	Gesamtverbreitung	57
1.8.2.	Verbreitung im Gebiet	57
1.8.3.	Habitatbindung	58
1.9.	Historisches und Stand der Erforschung	60
1.10.	Sammel- und Präpariertechnik	63
1.10.1.	Fangmethoden (Verfahren für qualitative und quantitative Untersuchungen — Verfahren mit starkem Zufallsgrad — Aussuchverfahren)	63
1.10.2.	Chemikalien für Fang und Konservierung	65
1.10.3.	Präparationsmethodik	66
1.10.4.	Abschluß und Hilfen zur Artbestimmung	68
Literatur zu 1.10.		69
2.	Spezieller Teil	70
2.1.	Systematische Gliederung höherer Kategorien der Thysanoptera	70
2.2.	Familien der Thysanoptera mit niederen Kategorien und den Artbeschreibungen (diese in fortlaufender Numerierung)	72
1.	Aeolothripidae	72
1.1.	Melanthripinae	72
1.1.1.	<i>Ankothrips</i> (Artnummer 1)	73
1.1.2.	<i>Melanthrips</i> (Artnummer 2 bis 6)	73
1.2.	Aeolothripinae	80
1.2.1.	<i>Aeolothrips</i> (Artnummer 7 bis 18)	80
1.2.2.	<i>Rhipidothrips</i> (Artnummer 19)	92
2.	Heterothripidae	93
2.1.	<i>Ropotamothrips</i> (Artnummer 20)	93
3.	Thripidae	94
3.1.	Panchaetothripinae	97
3.2.	Thripinae	97
3.2.1.	Dendrothripini	97
3.2.1.1.	<i>Dendrothrips</i> (Artnummer 21 bis 23)	97
3.2.2.	Sericothripini	100
3.2.2.1.	Sericothripina	100
3.2.2.1.1.	<i>Sericothrips</i> (Artnummer 24 bis 27)	100
3.2.2.2.	Scirtothripina	105
3.2.2.2.1.	<i>Drepanothrips</i> (Artnummer 28)	105

3.2.3.	Chirothripini	106
3.2.3.1.	Chirothrips (Artnummer 29 bis 35)	106
3.2.3.2.	Limothrips (Artnummer 36 bis 40)	116
3.2.4.	Thripini	121
3.2.4.1.	Aptinothripina	122
3.2.4.1.1.	Anaphothrips (Artnummer 41 bis 51)	122
3.2.4.1.2.	Apterothrips (Artnummer 52)	134
3.2.4.1.3.	Aptinothrips (Artnummer 53 bis 55)	135
3.2.4.1.4.	Belothrips (Artnummer 56 bis 58)	138
3.2.4.1.5.	Dictyothrips (Artnummer 59)	141
3.2.4.1.6.	Oxythrips (Artnummer 60 bis 66)	141
3.2.4.1.7.	Prosopothrips (Artnummer 67)	151
3.2.4.2.	Thripina	152
3.2.4.2.1.	Baliothrips (Artnummer 68 bis 69)	155
3.2.4.2.2.	Bolacothrips (Artnummer 70)	160
3.2.4.2.3.	Ctenothrips (Artnummer 71)	160
3.2.4.2.4.	Euchaetothrips (Artnummer 72)	164
3.2.4.2.5.	Frankliniella (Artnummer 73 bis 77)	165
3.2.4.2.6.	Idolimotheus (Artnummer 78)	173
3.2.4.2.7.	Iridothrips (Artnummer 79 bis 80)	173
3.2.4.2.8.	Kakothrips (Artnummer 81)	179
3.2.4.2.9.	Odontothrips (Artnummer 82 bis 94)	179
3.2.4.2.10.	Parafrankliniella (Artnummer 95)	205
3.2.4.2.11.	Physothrips (Artnummer 96 bis 97)	205
3.2.4.2.12.	Platythrips (Artnummer 98)	210
3.2.4.2.13.	Rhaphidothrips (Artnummer 99)	211
3.2.4.2.14.	Rhopalandrothrips (Artnummer 100 bis 101)	212
3.2.4.2.15.	Scolothrips (Artnummer 102 bis 102)	217
3.2.4.2.16.	Sminythrips (Artnummer 104 bis 105)	219
3.2.4.2.17.	Stenothrips (Artnummer 106)	224
3.2.4.2.18.	Taeniothrips (Artnummer 107 bis 125)	228
3.2.4.2.19.	Thrips (Artnummer 126 bis 165)	264
3.2.4.2.20.	Tmetothrips (Artnummer 166)	331
4.	Phlaeothripidae	332
4.1	Idolothripinae	335
4.1.1.	Megathripini	335
4.1.1.1.	Megalothrips (Artnummer 167)	335
4.1.1.2.	Megathrips (Artnummer 168 bis 169)	340
4.1.2.	Cryptothripini	343
4.1.2.1.	Abiastothrips (Artnummer 170)	343
4.1.2.2.	Bolothrips (Artnummer 171 bis 174)	345
4.1.2.3.	Cryptothrips (Artnummer 175)	351
4.2.	Phlaeothripinae	353
4.2.1.	Haplothripini	353
4.2.1.1.	Haplothrips (Artnummer 176 bis 207)	353
4.2.1.2.	Neoheegeria (Artnummer 208 bis 209)	394
4.2.1.3.	Xylaplothrips (Artnummer 210)	399
4.2.2.	Plectrothripini	400
4.2.2.1.	Eurytrichothrips (Artnummer 211)	401
4.2.3.	Phlaeothripini	403
4.2.3.1.	Phlaeothripina	403
4.2.3.1.1.	Acanthothrips (Artnummer 212)	403
4.2.3.1.2.	Phlaeothrips (Artnummer 213 bis 223)	406
4.2.3.1.3.	Poecilothrips (Artnummer 224)	426
4.2.4.	Hoplothripini	428
4.2.4.1.	Lisothripina	429
4.2.4.1.1.	Lisothrips (Artnummer 225)	429
4.2.4.2.	Cephalothripina	431
4.2.4.2.1.	Cephalothrips (Artnummer 226 bis 227)	431
4.2.4.3.	Hoplothripina	433
4.2.4.3.1.	Hindsiothrips (Artnummer 228 bis 229)	433
4.2.4.3.2.	Hoplothrips (Artnummer 230 bis 239)	436
4.2.4.3.3.	Liophloeothrips (Artnummer 240)	453

4.2.4.3.4.	<i>Liothrips</i> (Artnummer 241 bis 244)	455
4.2.4.4.	<i>Thorybothripina</i>	462
4.2.4.4.1.	<i>Thorybothrips</i> (Artnummer 245)	462
4.2.4.4.2.	<i>Treherniella</i> (Artnummer 246)	463
3.	Literaturverzeichnis	465
4.	Register	467

MARTENS J. — *Die Tierwelt Deutschlands*. 64 Teil. *Spinnentiere, Arachnida*. Weberknechte, Opiliones. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena, 1978, 464 p., 815 fig.

Table des matières :

1.	Allgemeiner Teil	13
1.1.	Einführung	13
1.2.	Morphologie	14
1.2.1	Großgliederung des Körpers	16
1.2.2.	Dorsalseite	16
1.2.3.	Ventralseite	21
1.2.4.	Augen	23
1.2.5.	Stinkdrüsen	24
1.2.6.	Atemsystem	26
1.2.7.	Extremitäten	26
1.2.8.	Genitalorgane	29
1.2.9.	Sekundäre Geschlechtsmerkmale	38
1.2.10.	Stridulationsorgane	38
1.3.	Biologie	39
1.3.1.	Biotope	39
1.3.2.	Vertikalverbreitung	41
1.3.3.	Nahrung	41
1.3.4.	Sozialverhalten	42
1.3.5.	Fortpflanzung	43
1.3.6.	Eiablage, Eizahl, Brutfürsorge, Parthenogenese	44
1.3.7.	Lebensdauer, Phänologie	45
1.4.	Verbreitung und Zoogeographie	46
1.5.	System	51
1.6.	Sammlungs- und Bestimmungstechnik	55
1.6.1.	Nationale Sammlungen	57
2.	Spezieller Teil	59
Subordo Cyphophthalmi		59
Familia Sironidae		60
Genus <i>Siro</i>		60
Subordo Laniatores		68
Suprafamilia Travunioidea		69
Familia Travuniidae		69
Genus <i>Peltonychia</i>		70
Familia Erebomastriidae		76
Genus <i>Hotoscotolemon</i>		76
Suprafamilia Gonyleptoidea		86
Familia Phalangodidae		87
Genus <i>Scotolemon</i>		87

Subordo Palpatores	90
Suprafamilia Troguloidea	91
Familia Nemastomatidae	91
Genus <i>Nemastoma</i>	93
Genus <i>Paranemastoma</i>	116
Genus <i>Histricostoma</i>	129
Genus <i>Carinostoma</i>	134
Genus <i>Centetostoma</i>	139
Genus <i>Mitostoma</i>	141
Familia Dicranolasmatidae	150
Genus <i>Dicranolasma</i>	152
Familia Trogulidae	162
Genus <i>Trogulus</i>	163
Genus <i>Anelasmoecephalus</i>	175
Suprafamilia Ischyropsalidoidea	186
Familia Ischyropsalididae	186
Genus <i>Ischyropsalis</i>	187
Familia Sabaconidae	225
Genus <i>Sabacon</i>	225
Suprafamilia Phalangioidae	228
Familia Phalangidae	229
Subfamilia Phalanginae	230
Genus <i>Phalangium</i>	231
Genus <i>Metaphalangium</i>	236
Genus <i>Opilio</i>	239
Genus <i>Platybunus</i>	257
Genus <i>Metaplatybunus</i>	270
Genus <i>Megabunus</i>	273
Genus <i>Rilaena</i>	287
Genus <i>Eudasylobus</i>	290
Genus <i>Lophopilio</i>	297
Genus <i>Zacheus</i>	301
Genus <i>Egaenus</i>	304
Subfamilia Oligolophinae	309
Genus <i>Oligolophus</i>	309
Genus <i>Paroligolophus</i>	316
Genus <i>Lacinius</i>	322
Genus <i>Odiellus</i>	333
Genus <i>Mitopus</i>	345
Subfamilia Gyantinae	355
Genus <i>Gyas</i>	356
Genus <i>Dicranopalpus</i>	365
Genus <i>Amilenus</i>	372
Subfamilia Sclerosomatinae	376
Genus <i>Homalenotus</i>	377
Genus <i>Astrobonus</i>	380
Subfamilia Leiobuninae	393
Genus <i>Leiobunum</i>	393
Genus <i>Nelima</i>	417
3. Schriftenverzeichnis	431
4. Register	451

WARNER L. J. — *Mammal photography and observation. A practical field Guide*. Academic Press, Londres, New York, San Francisco, 1978, 244 p.

Cet ouvrage attrayant n'est pas un traité technique ou théorique, mais un guide pratique pour un passe-temps enrichissant : l'observation et la photographie des mammifères. Que ses résultats soient d'habiles portraits d'animaux ou une simple distraction ou une connaissance accrue du comportement des mammifères, peu importe. Dans l'un ou l'autre cas, le lecteur, qu'il soit photographe ou naturaliste tirera un grand profit de sa lecture.

Basé sur une expérience personnelle de la nature, ce livre comprend des chapitres sur la plupart des espèces communes que l'on peut trouver dans les îles britanniques et en Europe, les blaireaux, les renards et les cervidés sont tous particulièrement étudiés. Les techniques d'observation sont pleinement discutées pour chaque groupe animal et des informations sont données sur l'habitat, la répartition, l'activité et le comportement. Ces chapitres traitent également du piégeage des animaux pour une étude et une photographie dirigées.

Cette section est précédée d'une autre sur l'équipement d'observation et de photographie. On y trouve des conseils sur les caméras, les objectifs, les flashes, la construction et l'utilisation de caméras contrôlées à distance aussi bien qu'une discussion sur les techniques d'observation portant sur l'éclairage artificiel, les binoculaires, les méthodes de dissimulation, d'affût et de ruse dans les bois. L. J. WARNER a aussi inclus des schémas de circuits de déclencheurs d'obturateurs et décrit des enregistreurs d'activité des mammifères et un nouvel appelant électronique.

L'ouvrage est illustré par cent trente photographies de l'auteur, jamais publiées jusqu'alors. Pour chacune il est précisé si l'animal était sauvage et libre ou en captivité lorsqu'elle a été prise. Unique en son genre, cet ouvrage engendrera sûrement un grand enthousiasme parmi les naturalistes et les amateurs de photographies.

SCHOLTYSECK E. — *Fine structure of parasitic Protozoa. An atlas of micrographs, drawings and diagrams*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 1979, 206 p., 80 fig.

Dans cet ouvrage l'intérêt est porté particulièrement sur la structure cytologique de quelques protozoaires parasites, mais les aspects fonctionnels, écologiques, le développement ne sont pas oubliés. La bibliographie est mise à jour en tenant compte de nouvelles données sur l'écologie des protozoaires parasites et par des études sur l'ultrastructure des stades de développement dans l'hôte naturel, dans des cultures de cellules et dans des milieux définis. Les problèmes de la spécificité de l'hôte et ceux des relations hôtes-parasites sont discutés.

Cet atlas est destiné aux étudiants, aux enseignants et aux chercheurs dans les domaines de la protozoologie, la parasitologie, la médecine humaine et vétérinaire. Il constitue un instrument de valeur dans l'étude de l'ultrastructure en général.

MERRETT, édit. — *Arachnology. Symposia of the Zoological Society*, n° 42. Academic Press, Londres, New York, San Francisco, 1978, 530 p.

Cet ouvrage présente les comptes-rendus du 7^e Congrès International d'Arachnologie qui s'est tenu à Exeter au cours de l'été 1977 sous les auspices de la Société Zoologique de Londres, le Centre International de Documentation arachnologique et la Société britannique d'Arachnologie. Ces congrès ont lieu tous les trois ans et attirent les arachnologues mondialement connus. Parmi les sujets traités d'une manière plus détaillée dans ces comptes-rendus on trouve l'écologie, le comportement et l'évolution des araignées orbitèles ; l'évolution et les limites des plus hautes catégories taxonomiques ; la biologie sociale des araignées ; la dynamique des populations et les besoins énergétiques des araignées ; l'anatomie et la physiologie des récepteurs de tension.

D'autres articles d'un intérêt particulier sont consacrés à : l'activité des araignées sous la neige au Canada ; l'association entre les fourmis et les araignées mimétiques de fourmis ; les maladies bactériennes des arachniques et les effets des engrais sur les populations d'araignées dans les prairies.

L'ouvrage fait le point sur les résultats des recherches récentes aussi bien que sur ceux des connaissances acquises. Il s'adresse non seulement aux arachnologues, mais aussi aux écologistes, aux personnes qui travaillent sur le comportement, la physiologie et la géographie animales.

Contents

P. DU MERLE. — Biology of the planidium larva of <i>Villa brunnea</i> Beck., a Bombyliid fly parasite of the pine processionary moth. I. — Search for and finding of the host	289
P. DU MERLE. — Biology of the planidium larva of <i>Villa brunnea</i> Beck., a Bombyliid fly parasite of the pine processionary moth. II. — Host infection	305
R. LESEL, J. G. POINTEL. — Settlement of bacterial flora in the digestive tract of rainbow trout. Scanning electron microscope study	327
J. M. RABASSE, Hélène PERRIN. — Introduction in France of the Eucalyptus snout-beetle <i>Gonipterus scutellatus</i> Gyll.	337
N. NKOUKA. — Anatomical data on <i>Thrips tabaci</i> Lind. larvae	347
H. L. RAYMOND. — First observations on the natural enemies of the Upper-Alps <i>Tabanidae</i> (Diptera)	355
J. M. RABASSE, F. F. SHALABY. — Fecundity of <i>Myzus persicae</i> Sulz. (Hom. Aphididae) in relation with the effect of its primary parasite, <i>Aphidius matricariae</i> Hal. (Hym., Aphidiidae)	359
Y. ROBERT. — Ecological researches on the aphids <i>Aulacorthum solani</i> Klth., <i>Macrosiphum euphorbiae</i> Thomas and <i>Myzus persicae</i> Sulz. in the West of France. III. — Importance of the parasitism by aphidiids and <i>Entomophthora</i> on potato	371
R. LESEL, Ph. DUBOURGET. — Obtention of axenic ovoviviparous fish : technical improvement	389
J. RIOM. — <i>Matsucoccus feytaudi</i> Duc. IV. — Biotic potential and dynamic of stands	397
F. FLEURAT LESSARD, M. LESBATS, L. LAVENSEAU, H. CANGARDEL, R. MOREAU, M. LAMY, P. ANGLADE. — Micro-waves biological effects on two insects <i>Tenebrio molitor</i> L. (Col. Tenebrionidae) and <i>Pieris brassicae</i> L. (Lep. Pieridae)	457
G. MASSONIE, P. MAISON. — Preliminary results on the study of the resistance of <i>Prunus persica</i> L. (Batsch) varieties to <i>Myzus persicae</i> Sulz. and <i>Myzus varians</i> Davids	479
P. BLAISINGER. — Development of an italian pear scale population — <i>Epidiaspis leperii</i> Sign. (Homoptera, Diaspididae) — in a mirabelle orchard, its influence on yield	487
H. BIANCHI, C. BENASSY. — <i>Epidiaspis leperii</i> Sign. an enemy of the plum trees in France	493

RECOMMANDATIONS AUX AUTEURS

Le manuscrit doit être dactylographié sur papier format 21 × 29,7, avec un double interligne, au recto seulement. Chaque page sera numérotée et des feuilles séparées seront utilisées pour les références bibliographiques, les tableaux, les légendes des figures et graphiques, etc.

Au début de chaque mémoire, on indiquera : — le titre du mémoire : il ne devra pas comporter d'abréviations ni de formules chimiques (sauf pour les isotopes) ; — le nom des auteurs, précédé des initiales du prénom pour les hommes, du prénom complet pour les femmes ; — le nom des techniciens ayant collaboré à l'étude relatée, précédé de la mention : avec la collaboration technique de ... ; — le nom de l'établissement, dans lequel ont été effectuées les recherches et son adresse.

Les mémoires seront rédigés, autant que possible, d'après le plan ci-dessous :

a) résumé (250 mots max.) suffisamment précis pour que sa lecture renseigne sur la nature du travail et son importance ; b) introduction dans laquelle on indique l'objet des recherches entreprises en relation avec les travaux déjà effectués dans le domaine ; c) techniques expérimentales et matériel utilisé, en donnant, sous une forme concise, tous les détails nécessaires pour que le lecteur puisse répéter les expériences ; d) résultats, à présenter de la manière la plus brève possible ; e) discussion et conclusions ; f) titre et résumé anglais ou destinés à être traduits en anglais comportant une analyse complète de l'article ; g) remerciements pour les collaborateurs, les fonds, les dons... ; h) références bibliographiques.

Les travaux originaux en anglais doivent présenter la même composition que les mémoires rédigés en français, mais ils comportent obligatoirement un résumé français très complet. Les figures, graphiques, tableaux et photographies seront sous-titrés en français.

Pour les autres documents (notes, mises au point, revues, rapports, etc.) l'auteur devra suivre un plan logique et le mettre en évidence par une titration appropriée.

Les références bibliographiques doivent être citées dans le texte de la manière suivante : (DUPONT et DUVAL, 1954). Lorsque la référence comporte plus de trois auteurs, seul le premier auteur sera mentionné, suivi de *et al.* A la fin de l'article, les références constituant la bibliographie doivent être citées par ordre alphabétique des noms d'auteurs, et par ordre de dates pour un même auteur.

Pour les articles : le(s) nom(s) de(s) auteur(s) suivi(s) des initiales du (des) prénom(s) ; la date de parution de l'article ; le titre de l'article (dans la langue originale pour l'allemand, l'anglais, l'italien, l'espagnol et en français dans tous les autres cas, avec indication entre parenthèses de la langue d'origine, sauf si l'auteur étranger a sous-titré dans l'une des quatre langues mentionnées) ; le titre du périodique en abrégé, selon la *World List of Scientific Periodicals*, ou le *Bulletin Signalétique du C. N. R. S.* ; le volume ; la première et la dernière page de l'article.

Pour les ouvrages : le nom de l'auteur avec les initiales du prénom ; la date de l'édition ; le titre complet de l'ouvrage dans la langue originale, sans abréviations (pour les langues utilisant des alphabets autres que l'alphabet latin, la traduction du titre sera donnée entre parenthèses, avec mention de la langue d'origine) ; le volume ; la première et la dernière page du paragraphe se rapportant aux résultats discutés, et, si l'on cite l'ouvrage en entier, le nombre de volumes et le nombre total de pages ; le numéro de l'édition s'il y en a plusieurs ; le nom de l'éditeur ; le lieu de l'édition. Si l'ouvrage est collectif, on indiquera en plus le nom de l'auteur du chapitre cité, le nom des rédacteurs principaux, précédé de la mention « in », le titre de l'ouvrage.

La mention de « communications personnelles » ou « données non publiées » etc. doit être faite entre parenthèses. Lorsque l'auteur a relevé une référence dans une revue d'« Abstracts », le mentionner à la fin de la référence, entre parenthèses.

Les tableaux, dessins, graphiques, cartes, photographies, doivent être fournis à part. Les tableaux et figures doivent faire l'objet de deux numérotations distinctes, en chiffres arabes l'une et l'autre.

Les auteurs peuvent disposer leurs tableaux soit dans le sens de la largeur de la revue, soit dans le sens de la longueur. Dans le sens de la largeur, le total des signes et des espaces disponibles est de 100. Dans le sens de la longueur, il est de 155. Les tableaux en longueur, c'est-à-dire ceux pouvant disposer de 155 signes, ne seront admis que s'ils comprennent plus de 8 lignes de chiffres, de manière qu'une page entière de la revue ne soit pas occupée par un tableau très long et très étroit. Les graphiques ne doivent pas faire double emploi avec les tableaux.

Les légendes et les énoncés des graphiques et dessins doivent être dactylographiés sur une même feuille séparée et porter les numéros des figures.

Les graphiques, schémas, cartes, dessins d'appareils seront envoyés soit à l'état définitif soit à l'état de projets, leur exécution définitive étant confiée au Bureau de Dessin de l'I. N. R. A. Seules deux réductions à l'impression sont admises : soit × 0,5, soit × 0,25.

Il est rappelé que le format utile des *Annales* est : 12,5 × 19 cm ; ces dimensions ne doivent pas être dépassées.

Photographies : Il est recommandé de fournir des épreuves bien contrastées sur papier blanc, et de préférence en format 9 × 12. Si les photographies doivent être associées pour constituer des planches, on adoptera les normes suivantes : 2 photos : 9 × 12 ; 4 photos : 9 × 5,5 ; 6 photos : 5,5 × 5,5. Dans ce cas, chaque photo devra porter un numéro en chiffres arabes visible après clichage.

Les légendes des photographies doivent être dactylographiées sur une même feuille séparée et porter les numéros des figures.

Il est demandé d'indiquer sur le manuscrit, dans la marge, en regard du texte, l'emplacement souhaité pour les tableaux et figures.

Envoi du manuscrit : M. HURPIN, Département de Recherches de Zoologie, Centre national de Recherches agronomiques, 78280 Guyancourt, France. On demande deux exemplaires.

Correction des épreuves : les épreuves que les auteurs recevront à corriger sont à retourner, après correction, à cette même adresse.

Le Directeur de la publication : M.-L. CAGNAC

Imprimerie JOUVE, 17, rue du Louvre, 75001 PARIS. — 2-1980

Dépôt légal : 1^{er} trimestre 1980, N° d'Impression : 26731

CPPAP 1431 ADEP

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

PÉRIODIQUES

TARIF DES ABONNEMENTS POUR 1980	France Prix T.T.C.	Étranger Prix Net	LE NUMÉRO	
			France Prix T.T.C.	Étranger Prix Net
ANNALES AGRONOMIQUES, 4 n ^{os} par an	312 F	345 F	110 F	110 F
ANNALES DE L'AMÉLIORATION DES PLANTES, 4 n ^{os} par an	312 F	345 F	110 F	110 F
ANNALES DE PHYTOPATHOLOGIE, 4 n ^{os} par an	312 F	345 F	110 F	110 F
ANNALES DE ZOOTECHNIE, 4 n ^{os} par an	312 F	345 F	110 F	110 F
ANNALES DE TECHNOLOGIE AGRICOLE, 4 n ^{os} par an ..	275 F	303 F	84 F	84 F
ANNALES DES SCIENCES FORESTIÈRES, 4 n ^{os} par an ...	275 F	303 F	84 F	84 F
ANNALES DE GÉNÉTIQUE ET DE SÉLECTION ANIMALE, 4 n ^{os} par an	312 F	345 F	110 F	110 F
ANNALES DE RECHERCHES VÉTÉRINAIRES, 4 n ^{os} par an	312 F	345 F	110 F	110 F
APIDOLOGIE, 4 n ^{os} par an	100 F	175 F (Sauf R.F.A.)	30 F	50 F (Sauf R.F.A.)

DERNIERS OUVRAGES PARUS

Génétique et Amélioration de la Vigne. 2 ^e Symposium international sur l'amélioration de la vigne, Bordeaux, 14-18 juin 1977. 472 p., 1978.....	230,00 F
Pays, Paysans, Paysages dans les Vosges du Sud, par le Groupe de Recherches, I.N.R.A.-E.N.S.S.A.A. 192 p., 1978.....	55,00 F
Flore illustrée des Phanérogames de Guadeloupe et de la Martinique, par J. Fournet. 1652 p., 1978.....	300,00 F
Les Rongeurs de France. Faunistique et Biologie, par H. Le Louarn et M.-C. Saint-Girons. 164 p., 1977.....	80,00 F
Carte pédologique de France à 1/100 000. Privas N-19 et notice explicative, par M. Bornand, J.-P. Legros, J. Moinereau. 254 p. et une carte, 1977.....	60,00 F
Carte pédologique de France à 1/100 000. Dijon O-12 et notice explicative, par J. Chrétien. 218 p. et une carte, 1977.....	60,00 F
Carte pédologique de France à 1/100 000. Condon H-21 et notice explicative, par J. Séguy. 152 p. et une carte, 1975.....	60,00 F
Carte pédologique de France à 1/100 000. Angoulême H-16 et notice explicative, par G. Callot. 171 p. et une carte, 1975.....	60,00 F
Carte pédologique de France à 1/100 000. Moulins L-14 et notice explicative, par J. C. Favrot. 177 p. et une carte, 1974.....	60,00 F
Carte pédologique de France à 1/100 000. Toulon P-23 et notice explicative, par J. Portier. 107 p. et une carte, 1974.....	60,00 F
Journées d'information sur l'alimentation azotée des animaux, Paris, 21-22 novembre 1973. 141 p., 1974.....	27,00 F
L'I. N. R. A. au service des Industries agricoles et alimentaires. Inventaire des Recherches. 266 p., 1974.....	38,00 F
Symposium international sur la conservation des grains récoltés humides, Paris, 5-10 mars 1973. 762 p., 1973.....	168,50 F
Le Pois. Etude génétique des caractères, classification, caractéristiques variétales portant sur les variétés inscrites au catalogue officiel français, par R. Cousin. 111 p. et 140 fiches, 1974.....	168,50 F
Contribution à l'étude de la Faune de France. Systématique de la tribu des Scymnini (Coccinellidae), par J. M. Gourreau. 223 p., 1974.....	95,50 F
Les arbres et arbrisseaux acclimatés en région méditerranéenne française. Catalogue commenté, par P. Augé, P. Allemand, R. Hamès. 144 p., 1973.....	63,50 F
Colloque sur l'ovogenèse et la folliculogenèse, Nouzilly, 14-16 décembre 1972. 258 p., 1973.....	134,50 F
Protoplastes et fusion de cellules somatiques végétales, Versailles, 11-15 septembre 1972. Co-édition I.N.R.A.-C.N.R.S. 549 p., 1973.....	173,00 F

Les demandes d'abonnements et les commandes doivent être adressées au Service des Publications de l'Institut National de la Recherche Agronomique, route de Saint-Cyr, 78000 Versailles.
Règlement : par chèque bancaire à l'ordre du Régisseur des Publications de l'I. N. R. A., par virement postal à son compte courant : 9064-43 Paris, sans mentionner d'adresse, ou par bons U. N. E. S. C. O.
Les demandes peuvent être souscrites également par l'intermédiaire des libraires dans les conditions habituelles.

Table des matières

P. DU MERLE. — Biologie de la larve planidium de <i>Villa brunnea</i> Beck., Diptère Bombyliide parasite de la Processionnaire du pin. I. — Recherche et découverte de l'hôte	289
P. DU MERLE. — Biologie de la larve planidium de <i>Villa brunnea</i> Beck., Diptère Bombyliide parasite de la Processionnaire du pin. II. — Infestation de l'hôte	305
R. LESEL, J. G. POINTEL. — Implantation de la flore bactérienne dans le tube digestif de la truite arc-en-ciel. Etude au microscope électronique à balayage	327
J. M. RABASSE, Hélène PERRIN. — Introduction en France du charançon de l'Eucalyptus, <i>Gonipterus scutellatus</i> Gyll. (Col. Curculionidae)	337
N. NKOUKA. — Observations anatomiques chez la larve de <i>Thrips tabaci</i> Lind.	347
H. L. RAYMOND. — Premières observations sur les ennemis naturels des <i>Tabanidae</i> (Diptera) des Hautes-Alpes.	355
J. M. RABASSE, F. F. SHALABY. — Incidence du parasite <i>Aphidius matricariae</i> Hal. (Hym. Aphididae) sur la fécondité de son hôte <i>Myzus persicae</i> Sulz. (Hom. Aphididae) à différentes températures	359
Y. ROBERT. — Recherches écologiques sur les pucerons <i>Aulacorthum solani</i> Kltb., <i>Macrosiphum euphorbiae</i> Thomas et <i>Myzus persicae</i> Sulz. dans l'Ouest de la France. II. — Importance du parasitisme par Hyménoptères Aphidiidae et par <i>Entomophthora</i> sur pomme de terre	371
R. LESEL, Ph. DUBOURGET. — Obtention de poissons ovovivipares axéniques : Amélioration technique	389
J. RIOM. — Etude biologique et écologique de la cochenille du pin maritime <i>Matsucoccus feytaudi</i> Ducasse 1942 (Coccoidea, Margarodidae, Xylococcinae) dans le Sud-Est de la France. IV. — Potentiel biotique et dynamique des populations	397
F. FLEURAT LESSARD, M. LESBATS, L. LAVENSEAU, H. CANGARDEL, R. MOREAU, M. LAMY, P. ANGLADE. — Effets biologiques des micro-ondes sur deux insectes <i>Tenebrio molitor</i> L. (Col. Tenebrionidae) et <i>Pieris brassicae</i> L. (Lep. : Pieridae)	457
G. MASSONIE, P. MAISON. — Résistance de deux variétés de <i>Prunus persica</i> L. Batsch à <i>Myzus persicae</i> Sulz. et à <i>Myzus varians</i> Davids. : Etude préliminaire des mécanismes de la résistance.	479
P. BLAISINGER. — Evolution d'une population de la cochenille rouge du Poirier <i>Epidiaspis leperii</i> Sign. (Homoptera, Diaspidioidea) dans un verger de Mirabelliers en Alsace, sa répercussion sur le rendement du verger	487
H. BIANCHI, C. BENASSY. — La cochenille rouge du poirier, <i>Epidiaspis leperii</i> Sign. (Homoptera, Coccoidea) ravageur en France du Prunier	493

Contents see at the end of the issue

Les Annales de Zoologie, Ecologie animale figurent dans Current contents.